Vergleichende Untersuchung der Salzwachstumsreaktionen von Wurzeln

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung

der Doktorwürde der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der **Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg**

vorgelegt von

Wolfgang Brandrup

aus Cottbus

Mit 2 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1927

Vergleichende Untersuchung der Salzwachstumsreaktionen von Wurzeln

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung

der Doktorwürde der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der **Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg**

vorgelegt von

Wolfgang Brandrup

aus Cottbus

Mit 2 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1927

Referent:

Professor Dr. Montfort

Korreferent:

Professor Dr. Karsten

Tag der mündlichen Prüfung: 13. Mai 1926.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Sonderabdruck aus Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 67. Heft 1.
Erscheint gleichzeitig in Verbindung mit einer Abhandlung von C. Montfort als „Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen“ III.
Gebrüder Borntraeger, Leipzig

Abschnitt I.

Einfluß ausgeglichener Lösungen auf Bildung und Wachstum der Wurzeln.

1. Vorbemerkungen über die Wirkungsweise der Salzlösungen bei Blättern und bei Wurzeln.

Bei den früheren Versuchen mit abgeschnittenen Blättern oder Zweigen (Montfort, 1926) äußerte sich die Seesalzwirkung nach Maßgabe der Salzanreicherung der Gewebe, die rein mechanisch als Folge der Transpiration auftritt. Im normalen Leben wird den Blättern bei Halophyten wahrscheinlich aber selbst dann nur eine sehr stark verdünnte Lösung durch die Gefäßbahnen zuströmen, wenn die gesunden Wurzeln in 3proz. Salzlösung stehen. Nur bei halophoben Pflanzen kann es, wie gelegentlich in der Nähe von Salinen oder am Meeresstrand beobachtet, durch rasche Vergiftung der Wurzeln vorkommen, daß bald auch die Blätter der folgenschweren Salzanreicherung verfallen (vgl. Andrée, 1885).

Sehen wir von solchen extremen Fällen ab, so darf die Wirkungsweise der Salzlösung bei Wurzeln zunächst dahin charakterisiert werden, daß diese als umgebendes Medium einmal einen niedrigeren Dampfdruck besitzt (höheren osmotischen Wert), weiterhin die Salze in anderem Verhältnis enthält als Leitungswasser. Beides kann Funktion und Wachstum der Wurzeln beeinflussen, der erstgenannte Faktor nach älteren Erfahrungen und neueren Ergebnissen Walters (1924) infolge der Beeinflussung der Plasmaquellung, der zweite möglicherweise infolge ähnlicher physikalisch-chemischer Wirkung oder einer Störung des Elektrolyt-Kolloid-

Gleichgewichts der Zelle, eine Störung, die auch dann schon eintreten kann, wenn mikrochemisch oder plasmolytisch ein Eindringen von Ionen in die Zelle noch nicht nachweisbar ist.

Da aber, — wenigstens wenn mit Keimpflanzen deren transpirierende Fläche sehr gering ist, oder mit Adventivwurzeln an blattlosen Rhizomen gearbeitet wird, — eine irgend erhebliche und anhaltende Saugung ganz wegfällt, so bedingt das Ausbleiben einer sonst hierdurch erreichten intensiveren Durchströmung der Wurzelgewebe einen Unterschied in der Salzwirkung bei Blättern und Wurzeln. Die Lösung wird sich hier viel ausschließlicher als umgebendes Medium von der gewünschten Konzentration äußern als das bei der Salzanreicherung im Blatt der Fall sein kann.

Wir werden also erwarten dürfen, daß die Salzwirkung weniger eine rasche Überschwemmung der Zellen mit giftigen Ionen darstellt, als vielmehr eine allmähliche Beeinflussung des physikalisch-chemischen Zustandes der Protoplasten. Während wir Blätter im Extrem schon nach wenigen Stunden bei ungemein rascher Sistierung der normalen physiologischen Funktionen haben absterben sehen, zeigt das Wachstum der Wurzeln zwar eine ganz ähnliche Abhängigkeit von der Konzentration des Seesalzes wie gewisse Blattfunktionen, allein es wird auch in stark gehemmtem Ausmaß, falls die Lösung nicht zu stark ist, noch wochenlang aufrecht erhalten. Die Salzwachstumsreaktionen, von denen wir in der 2. Abhandlung der „Seesalzwirkungen“ bereits einige an Halophyten-Wurzeln mitgeteilt haben, werden also selbst bei stark halophoben Pflanzen sich auf einen relativ langen Zeitraum erstrecken.

2. Zur Methodik der Versuche.

Bei den Versuchen mit Keimpflanzen wurden Samen in Leitungswasser vorgequollen, 48 Stunden in Sägespänen zur Keimung gebracht, und sodann die Keimwurzeln in die Lösungen eingetaucht. Bezüglich der Lösungen vgl. die Angaben in der vorausgegangenen Abhandlung (1927 b, S. 921). Es wurde hauptsächlich mit Brennerscher Lösung, mit Nordseewasser (Wattenmeer bei List auf Sylt) und mit reiner NaCl-Lösung gearbeitet. Wenn zwecks Prüfung der Bildung oder des Wachstums von Adventiv-Wurzeln Sprosse oder Rhizome verwendet wurden, tauchten diese entweder ganz oder am unteren Ende in die Lösungen ein. (Nähere Angaben

finden sich jeweils bei den Protokollen.) Die Messung des Wachstums wurde teils mit Millimeterpapier, teils mit Horizontalmikroskop vorgenommen.

3. Salzwachstumsreaktionen an Nicht-Halophyten.

a) Wachstum und Giftwirkung.

(Versuche mit *Pisum*, Mais und *Lepidium*.)

α) Wachstum.

1) *Pisum sativum*.

Versuch Nr. 7. Versuchsbeginn 17. I. 1925, 12 h vorm.

Material: *Pisum*-Samen (1923) nach annähernd gleicher Farbe und gleichem Gewicht ausgesucht, die nach 10stündigem Quellen in Wasser 48 Stunden in Sägespänen vorgekeimt sind. Aus diesem Material gleich lange Keimlinge (2 cm) ausgesucht und so in die Lösung gebracht, daß die Wurzeln 0,5 cm tief eintauchen.

Versuchsanordnung: Lösungen in Glaszylindern, Keimlinge auf einem Drahtrost über der Lösung befestigt. Glaszylinder stehen unter feuchten Glocken, täglich gelüftet und dem Einfluß von Licht und Temperatur gleichmäßig ausgesetzt. In jeder Lösung 8 Keimlinge.

Bei der starken Salzempfindlichkeit der zum halophoben Typus gehörigen Versuchspflanzen durfte angenommen werden, die sämtliche Versuchspflanzen einer Serie gleichmäßig betreffenden Schwankungen der Temperatur würden die Resultate des Vergleichs nicht wesentlich beeinflussen. Darum wurde auf die Temperaturkonstanz, für deren Erhaltung die Ausrüstung des Laboratoriums bei umfangreichen Vergleichsversuchen nicht ausreichte, verzichtet. Nur die Versuche mit einzelnen Wurzeln (wobei mit dem Horizontalmikroskop gemessen wurde) fanden in einem Thermostaten bei konstanter Temperatur statt. Bei den Serienversuchen hielt sich die Temperatur tagsüber zwischen 18 und 21° C. Unter besonders widrigen Umständen traten aber auch die Extreme 15 und 23° auf. Lösungen alle 3 Tage erneuert, Messungen mit mm-Papier täglich zur selben Zeit. Während des Versuches zeigten sämtliche Keimlinge einer Versuchsreihe gleiches Wachstum.

Lösungen: Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$.

Die entsprechenden NaCl-Lösungen in Leitungswasser mit dem NaCl-Gehalt der Brennerlösungen:

$$^1/_8 = 0{,}2505\,\%,\ ^1/_4 = 0{,}505\,\%,\ ^1/_2 = 0{,}01\,\%\ \mathrm{NaCl}.$$

Die $^1/_2$-Lösungen waren hypertonisch.

Beobachtungen:

21. I. In Brenner $^1/_2$ und der entsprechenden NaCl-Lösung findet eine Verdickung der Wurzeln statt. Nebenwurzeln nur in Wasser und in $^1/_8$ gebildet.

23. I. In $^1/_4$ NaCl Ansatz zur Bildung von Nebenwurzeln.

27. I. In Brenner $^1/_2$ kein Wachstum mehr, nur außerhalb der Lösung neue Wurzeln, die sich bei Berührung mit der Lösung verdicken. Von der entsprechenden NaCl-Lösung gilt das gleiche, doch nicht so stark ausgeprägt.

29. I. Brenner $^1/_2$ und entsprechende NaCl-Lösung: Beginnende Bräunung der Wurzeln. Ausbildung der Nebenwurzeln.

Endresultat (vgl. Fig. 1) am 5. II. 25:

Lösungen	Wurzel	Sproß
Leitungswasser	22,3 cm	27,0 cm
Brenner $^1/_8$	21,0 „	20,5 „
„ $^1/_4$	16,3 „	13,5 „
„ $^1/_2$	7,5 „	5,3 „
NaCl $^1/_8$	22,0 „	21,5 „
„ $^1/_4$	18,5 „	15,0 „
„ $^1/_2$	9,0 „	7,0 „

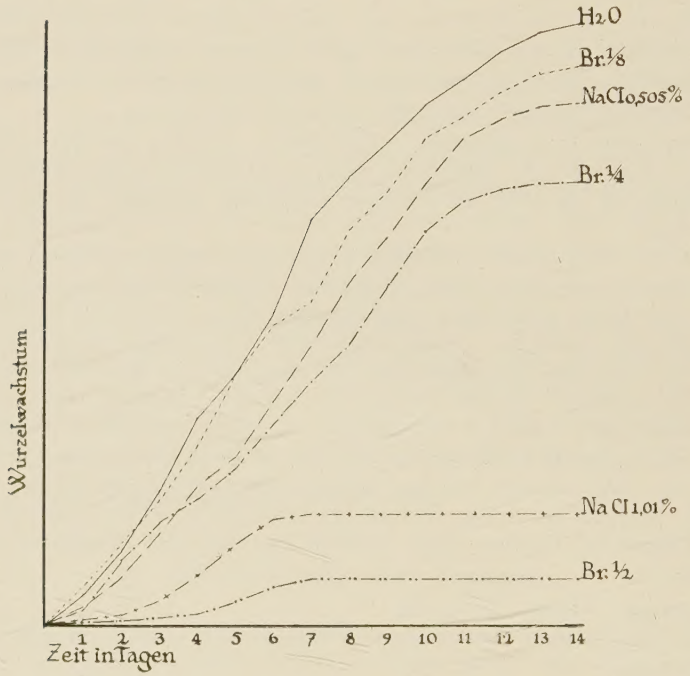

Fig. 1. Salzwachstumsreaktionen der Wurzeln von *Pisum sativum*-Keimpflanzen in Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$ und NaCl-Zusätzen zu Leitungswasser.

2) *Zea Mays.*

Versuch Nr. 1. Versuchsbeginn 16. I. 1925, 10 h vorm.

Versuchsanordnung: Gleichlange Keimlinge tauchen über einem Drahtrost 2 cm tief in die Lösungen ein. Glaszylinder mit den Keimlingen unter feuchten Glocken, der Einwirkung von Licht und Temperatur gleichmäßig ausgesetzt. Für jede Lösung 10 Keim-

linge. Temperatur 18—20° schwankend, mit den Extremen 16 und 22°. Während des Versuches wachsen die einzelnen Keimwurzeln in jeder Lösung ziemlich gleichmäßig. Wachstumskurve siehe Fig. 2, Messungen täglich 10 h morgens.

Lösungen: Knop, Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$. Die entsprechende NaCl-Lösung (vgl. S. 3 [109]). Die Lösungen werden alle 5 Tage erneuert.

Beobachtungen:

16. I. 11 h: überall Guttation; Tropfen mit Filtrierpapier abgesaugt.
16. I. 4 h nachm: Guttation nur noch in Wasser.
21. I. In Wasser reichlich Nebenwurzeln.
22. I. In Brenner $^1/_8$ beginnende Nebenwurzelbildung.
23. I. Beginnende Bildung von Nebenwurzeln auch in Brenner $^1/_4$.

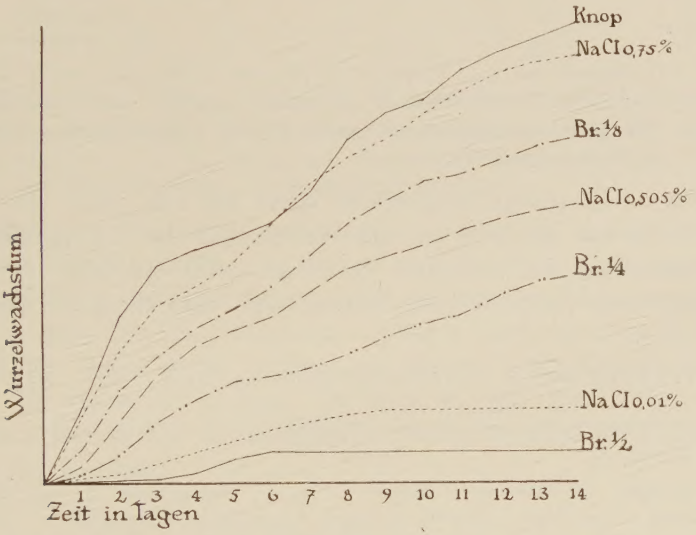

Fig. 2. Salzwachstumsreaktionen der Wurzeln von *Zea Mays*-Keimpflanzen in Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$ und NaCl-Zusätzen zu Knop.

25. I. Nebenwurzeln entstehen auch in Brenner $^1/_2$. In den NaCl-Lösungen ist das Gesamtwachstum stets besser als in den entsprechenden Brennerlösungen. In Brenner $^1/_2$ und der entsprechenden NaCl-Lösung (dort nicht so stark) zeigen sich die bekannten Anschwellungen der Wurzelspitze. Auch die in diesen Lösungen entstandenen Nebenwurzeln und die aus dem hypokotylen Glied hineingewachsenen Nebenwurzeln zeigen bei Berührung mit der Lösung dieselbe Erscheinung und stellen alsbald ihr Wachstum ein.

31. I. In den $^1/_2$-Lösungen Keimscheide nicht durchbrochen. Wurzeln in diesen Lösungen in der Streckungszone braun und tot. 1 cm von der Wurzelspitze entfernt Teile der Epidermis lebend, der Zentralzylinder vollständig lebend. Darüber das gesamte Gewebe lebend.

Wachstumsmessung am 17. II.:

Lösungen	Wurzel	Sproß	Bemerkungen
Knop	26 cm	17 cm	Keimscheiden durchbrochen
Brenner $^1/_8$	14 „	11 „	dasselbe
„ $^1/_4$	10 „	10 „	dasselbe
„ $^1/_2$	. . . .	. . . .	Keimscheiden nicht durchbrochen
NaCl $^1/_8$	23 „	24 „	Keimscheiden durchbrochen
„ $^1/_4$	15 „	14 „	dasselbe
„ $^1/_2$	. . . .	. . . .	Keimscheiden nicht durchbrochen

In Brenner und NaCl $^1/_2$ hatten die Pflanzen ihr Wachstum bereits am 23. I. eingestellt. Wurzeln vollständig abgestorben. Am Sproß außer dem reduzierten Wachstum keine Schädigung zu sehen. Pflanzen während des ganzen Versuches in Verbindung mit dem Samen.

Da in der Halophytenliteratur meist nur von „Salz“ im Sinne von Kochsalz die Rede ist, die Salzresistenz der Halophyten sich aber auch auf Sulfatböden erstreckt, sollte am Mais die Einwirkung einer ausgeglichenen Sulfatlösung untersucht werden.

Versuch Nr. 3. Versuchsbeginn am 3. X. 1925, 10 h vorm.

Versuchsanordnung: Wie vorher. Keimlinge (3—3,5 cm lang) tauchen 2 cm tief in die Lösung ein.

Lösungen: Leitungswasser, Brenner $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$; Brennersulfat $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$. Für jede Lösung 6 Keimlinge. Tägliche Messungen werden nicht vorgenommen.

Beobachtungen:

4. XI. 10 h vorm.:

Brenner $^3/_4$: Wurzel schlaff, Beginn der Anschwellung der Wurzelspitze.
„ $^1/_2$: Wurzel schlaff.
„ $^1/_4$: Keine Veränderung.

Brenner-Sulfat $^3/_4$: Wurzel schlaff, milchig trübe, Wurzelspitze angeschwollen.
„ $^1/_2$: Beginn der Anschwellung der Wurzelspitze. Wurzel schlaff.
„ $^1/_4$: Keine Veränderung.

5. XI. 10 h vorm.:

Brenner $^3/_4$: Wurzel schlaff, Spitze milchig trübe und angeschwollen. Nebenwurzeln, die aus dem hypocotylen Glied in die Lösung gewachsen sind, zeigen dieselbe Erscheinung. Spitze 0,8 mm weit tot.

Brenner $^1/_2$: Dieselben Erscheinungen. Mikroskopisch ist die Schädigung nicht so stark nachzuweisen wie in $^3/_4$.

Brenner $^1/_4$: Keine Veränderung.

Brenner-Sulfat $^3/_4$: Wie Brenner rein $^3/_4$.
„ $^1/_2$: „ „ „ $^1/_2$.
„ $^1/_4$: „ „ „ $^1/_4$.

Endresultat am 10. XI. 25.:

Lösungen	Wurzel	Sproß
Leitungswasser	20,0 cm	18,0 cm
Brenner $^3/_4$	4,0 „	5,0 „
„ $^1/_2$	9,0 „	7,0 „
„ $^1/_4$	14,0 „	12,0 „
Brenner-Sulfat $^3/_4$ . . .	3,8 „	3,0 „
„ $^1/_2$ . . .	7,5 „	5,5 „
„ $^1/_4$ . . .	13,0 „	10,0 „

Guttation nach Absaugen der Tropfen nur in Wasser. Keimscheiden nur in den $^1/_4$-Lösungen durchbrochen. Die Ausbildung der Nebenwurzeln nimmt mit steigender Salzkonzentration ab. In $^3/_4$-Lösungen nur sehr wenig Nebenwurzeln gebildet. Pflanzen während des ganzen Versuches in Verbindung mit den Samen.

Die sichtbare Salzwirkung ist bei Mais die gleiche wie bei *Pisum*: Das Wachstum von Wurzel und Sproß ist stark gehemmt, die Ausbildung der Nebenwurzeln entsprechend der Salzkonzentration herabgesetzt. Die Vergiftungserscheinungen stärkerer Lösungen sind dieselben. Sulfat wirkt giftiger als Chlorid. Als Kriterium kann auch die Guttation dienen; sie hört in den Salzlösungen auf, was ein besonderes Kennzeichen der eingetretenen Störungen ist (Montfort, 1920).

3) *Lepidium sativum.*

Versuch Nr. 5. Versuchsbeginn 9. I. 1925, 11 h vorm.

Material: *Lepidium*-Samen (1923), deren Keimfähigkeit in mehreren Versuchen zu 95—100% festgestellt war.

Versuchsanordnung: Vor Beginn des Versuches wurden die Samen 10—12 Stunden in Wasser bei Zimmertemperatur gequollen. Lösungen in Küvetten. In diese Küvetten wurden Glasscheiben gestellt, auf denen sich mehrmals mit destilliertem Wasser ausgekochte Leinenläppchen befanden. Auf diesen Läppchen, die zur Hälfte in die Lösung tauchten, wurden die *Lepidium*-Samen gleichmäßig in einer Reihe aufgelegt. Das Niveau der Lösung war 0,5 cm von den Samen entfernt.

Lösungen: Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$. Leitungswasser. Die entsprechenden NaCl-Lösungen in Leitungswasser. Küvetten dem Einfluß von Licht und Temperatur gleichmäßig ausgesetzt. Lösungen alle drei Tage erneuert, bzw. mit destilliertem Wasser nachgefüllt. Für jede Lösnng 15 Keimlinge.

Beobachtungen:

11. I. In Wasser und den $^1/_8$-Lösungen keimen sämtliche Samen. In den anderen Lösungen außer $^3/_4$-Konzentration, Samen geplatzt.

12. I. In den Salzlösungen Krümmungen der Wurzeln. Bis zur $^1/_2$-Konzentration Haarbildung, am meisten in den Salzlösungen.

21. I. In Brenner und NaCl $^3/_4$ gelangten überhaupt keine Pflanzen zur Entwicklung. In der $^1/_2$-Lösung sind nur kümmerliche Pflanzen mit kurzer dicker Wurzel entstanden.

Wachstumsmessung am 25. I.:

Lösungen	Wurzel	Sproß	Länge der Wurzelhaare
Leitungswasser	7,0 cm	4,5 cm	2,5 mm
Brenner $^1/_8$	3,8 „	3,1 „	2,4 „
„ $^1/_4$	2,3 „	1,5 „	2,7 „
„ $^1/_2$	0,7 „	0,9 „	4,0 „
„ $^3/_4$	—	—	keine
NaCl $^1/_8$	4,9 „	4,1 cm	2,3 mm
„ $^1/_4$	3,0 „	3,7 „	2,7 „
„ $^1/_2$	1,5 „	1,7 „	3,8 „
„ $^3/_4$	—	—	keine

Zusammenfassend können wir sagen: Die Salzempfindlichkeit der Wurzeln ist spezifisch abgestuft. Während ihr Wachstum bei *Pisum* nach 14 Tagen in $^1/_8$ künstlichem Seewasser (0,39 %) nur ca. 10 %, in $^1/_4$ (0,78 %) gegenüber gewöhnlichen Nährlösungen etwa 30 % gehemmt ist, sind die entsprechenden Werte beim Mais bereits 25 und 55 %. Noch stärker reagiert *Lepidium*, wo schon in $^1/_8$-Lösung 35 % Hemmung gefunden wurden.

Die spezifische Empfindlichkeit bedingt auch zeitlich deutliche Unterschiede. Während bei *Pisum* die ersten 3 Tage die Wachstumskurven nur geringe Unterschiede zeigen, sind bei Mais und *Lepidium* schon am 2. Tage in den Lösungen ganz erhebliche Hemmungen zu beobachten. In allen Fällen ist das Wachstum in $^1/_2$-Seewasser (1,56 %) in den ersten 3 Tagen fast völlig sistiert, um danach ca. 3—4 Tage langsam anzusteigen. Sodann ist aber bei einer Hemmung um 90—95 % der Höchststand erreicht.

Bei Mais ist der erste toxische Hemmungseffekt mittels des Guttationskriteriums (vgl. Montfort, 1920) schon 3 Stunden nach Einwirkung der Lösung zu sehen. Man erkennt damit deutlich die Beeinflussung des Wassertransportes schon in der schwächsten Lösung ($^1/_8$).

Man hätte denken können, die Salzgefäll-Kurven der Wachstumsreaktionen würden sich in dieser Steilheit erst nach längerer Einwirkung der Lösungen ausbilden. Legen wir aber in Fig. 2 den Schnitt anstatt durch den 15. Tag etwa durch den 3. oder 4. Tag, so ändert das, wie wir später sehen werden, am Grundtypus der Kurve nur wenig.

Im wesentlichen ist die Abstufung der Wachstumsreaktionen also schon in den ersten Tagen der Einwirkung festgelegt. Starke zeitliche Änderungen, die ein Anfangsstadium über ein Zwischenstadium von einem relativ bald erreichten Endstadium zu unterscheiden gestatten, liegen nur in der Brenner $^1/_2$-Lösung vor. Hier beobachtet man 3—4 Tage lang eine starke Hemmung des Wachstums, die sehr langsam nachläßt, bis über eine Periode stärkeren Wachstums nach weiteren 2—4 Tagen ein dauernder Stillstand eintritt.

Eingehender werden die Salzwachstumsreaktionen im Abschn. IV besprochen. Hier seien nur die Ergebnisse der Versuche mit Zusätzen von NaCl zu Leitungswasser (bezw. Knop) kurz zusammengefaßt:

1. *Pisum.*

a) NaCl 0,25%: kaum ein Unterschied gegenüber H_2O.

b) NaCl 0,5%: Hemmung schon anfangs recht auffällig, später derartig stark, daß die Werte etwa mitten zwischen H_2O und Brenner $^1/_4$ liegen.

c) NaCl 1,01%: derselbe Verlauf wie bei Brenner $^1/_2$; dieselben Phasen, nur wird in der Überwindungsphase, die auch früher einsetzt als in Brenner $^1/_2$, die Wachstumsintensität so gesteigert, daß etwa die Zuwachsgröße von Brenner $^1/_4$ erreicht wird. Trotzdem tritt gleichmäßig mit der Brenner-Lösung die Stillstandsphase auf. Dabei haben die Wurzeln ca. $1^1/_2$ mal größere Länge erreicht als in Brenner $^1/_2$.

2. Mais.

a) NaCl 0,25%: deutlich stärkere Hemmung als bei *Pisum.*

b) NaCl 0,5%: Wirkung sehr verstärkt, in der Mitte zwischen Brenner $^1/_8$ und $^1/_4$, also relativ viel niedriger als bei *Pisum.*

c) NaCl 1,01%: wie bei *Pisum*, doch wird die 3. Phase erst am 9. Tage erreicht.

β) Vergiftungserscheinungen.

Die Wirkung der Salzlösungen äußert sich zunächst in einem verminderten Wachstum sowohl der Wurzel, als auch des Sprosses. Dabei ist es ohne Bedeutung, ob nur einfaches Leitungswasser oder Nährlösung als Vergleichslösung verwendet wird; denn für die Dauer des Versuches stehen der Pflanze ja genügend Nährstoffe aus dem Samen zur Verfügung. Ob nun bei den Seesalzlösungen eine Lösung mit sämtlichen Komponenten angewendet wurde oder ob dem Leitungswasser einfach die entsprechende Menge Natriumchlorid zugeführt wurde, erschien während der Versuchsdauer nicht von Bedeutung. Das Hallische Leitungswasser enthält genügend Salze (Zusammensetzung im Jahre 1924: Cl 0,0165 %, SO_4 0,023 %, Ca 0,0143 %, Mg 0,0313 %, Na 0,00983 %, p^H 7,4), die es zu einer ausgeglichenen Lösung machen; namentlich ist es sehr kalkreich. Aus den Kurven der Fig. 1 u. 2 ist ersichtlich, daß das Wachstum der Wurzeln in den Brennerlösungen geringer war, als in den entsprechenden NaCl-Lösungen. Da zwar der NaCl-Gehalt derselbe blieb, die übrigen Komponenten aber in geringerer Menge vorhanden waren, kann dabei an einen osmotischen Effekt gedacht werden. Die schwächeren Salzlösungen wirkten nicht sehr hemmend auf das Wachstum der Wurzel ein. Die $^1/_4$- und $^1/_8$-Lösungen hatten beim Abbruch der Versuche das Wachstum der Wurzel noch nicht vollständig gehemmt.

Da sich eine toxische Wirkung der Brennerlösung am raschesten und deutlichsten in $^1/_2$ (1,6 % Gesamtsalze) zeigte, so sei die Wirkung der stärkeren Lösungen hier eingehender geschildert.

1) *Pisum sativum.*

Versuchsbeginn 12. I. 1925, 10 h vorm.

Material: Wie Versuch Nr. 7.

Versuchsanordnung: ebenfalls wie Versuch Nr. 7.

Lösung: Brenner $^3/_4$.

Beobachtungen:

12. I. 10 h 30: starke Plasmolyse. Protoplasten vollkommen zusammengezogen, ganze Wurzeln vollkommen schlaff.
6 h abends, Plasmolyse unverändert.

13. I. 10 h vorm.: Wurzelspitze 1—3 mm weit angeschwollen. Plasmolyse unverändert.

14. I. Wurzel vollkommen schlaff, vom angeschwollenen Teil nach oben hin durchsichtig. Epidermis gebräunt, in der Plasmolyse abgestorben. Basale Teile der Wurzel z. T. noch in Plasmolyse lebend, z. T. in Plasmolyse abgestorben. Kein Zuwachs.

Aus diesem Befund geht hervor, daß die Hauptwurzel von *Pisum* in einer stark hypertonischen Lösung nicht die Fähigkeit hat, einen osmotischen Ausgleich hervorzurufen. Die Keimlinge zeigten bis zum 20. I. keine Ausbildung der Nebenwurzeln.

Um eine bessere Möglichkeit für das Studium der Vergiftungserscheinungen zu schaffen, wurde zur Brennerlösung $^1/_2$ gegriffen. Der Versuch wurde parallel mit Nr. 7 angesetzt.

Versuchsbeginn 17. I. 25, 12 h vormittags.

17. I. 12 h 30: Schnitte zeigen starke Plasmolyse. Die untersuchten Schnitte werden in Glasschalen mit $^1/_2$ Brennerlösung zur weiteren Untersuchung aufbewahrt. 6 h abends: Plasmolyse unverändert.
18. I. 12 h vorm.: Plasmolyse ein wenig zurückgegangen.
18. I. 6 h abends: Plasmolyse wenig verändert.
19. I. 10 h vorm.: Plasmolyse weiter zurückgegangen. Neue Schnitte der Wurzeln zeigen gleichfalls nur noch schwache Plasmolyse.
20. I. 5 h nachm.: Plasmolyse zurückgegangen.
21. I. 12 h mitt.: Geringe Längenzunahme feststellbar.

Nach 4—5 Tagen zeigten die Wurzeln in Brenner $^1/_2$ eine Anschwellung, die sich im Verlaufe der nächsten Tage über den gesamten in der Lösung befindlichen Teil hinzog. Sie begann meistens 1 mm von der Wurzelspitze. Eine sichtbare Schädigung trat nicht auf.

Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß der Zentralzylinder im Vergleich zu den im Wasser aufgewachsenen Wurzeln seine Größe nicht geändert hatte (im Durchschnitt 0,68—0,62 mm Durchmesser). Die Rinde des verdickten Teiles war dagegen um das Doppelte angeschwollen. Während bei Vergleichswurzeln der Radius Endodermis-Epidermis 0,61—0,68 mm betrug, war er bei den Brenner-Wurzeln auf 1,13—1,22 mm angeschwollen, also beinahe auf den doppelten Durchmesser des Zentralzylinders. Die Auszählung der Rindenzellen ergab, daß diese Vergrößerung durch Anschwellen der vorhandenen Zellen erreicht wird. Auf dem Radius zwischen Endodermis und Epidermis wurden bei Wasserwurzeln im Durchschnitt 12—14 Zellen gezählt mit einem Durchmesser von 0,0363 mm, bei den Brennerwurzeln 12—14 Wurzeln mit dem Durchmesser 0,075 mm. Die Schnitte der unverdickten Wurzelteile zeigten dasselbe Bild, wie die Schnitte von den im Wasser aufgewachsenen Vergleichswurzeln. Ebenso verhielten sich in die Lösung gewachsene Adventivwurzeln.

Am 27. I. — also nach 10 Tagen, — hatten die Wurzeln in Brenner $^1/_2$ das minimale Wachstum eingestellt. Prüfung von Schnitten 2 mm hinter der Spitze im verdickten Teil zeigte keine Schädigung.

29. I. Bräunung der Epidermis, diese z. T. abgestorben.

31. I. Epidermis vollkommen abgestorben, Rindenzellen z. T. noch lebend, Zentralzylinder noch nicht geschädigt.

7. II. Zentralzylinder z. T. abgestorben. Wurzelhaare der Nebenwurzeln, die außerhalb der Lösung gebildet mit der Lösung in Berührung gekommen sind, zeigen Anschwellungen.

Schwache Seesalzlösungen wirken also bei *Pisum* in erster Linie wachstumhemmend, sowohl auf Wurzel als auch auf Sproß und die Ausbildung der Nebenwurzeln. Eine direkte Schädigung ist nur in Brenner $^1/_2$ zu bemerken. Ob die Schädigung auf einer zu starken NaCl-Überschwemmung beruht, konnte nicht festgestellt werden, da bei Brenner-Wurzeln NaCl mittels Thalliumazetat nur in den Membranen (nicht im Zellinnern) mit Sicherheit nachzuweisen war. Stange (1892) konnte bei seinen Versuchen analytisch eine große Menge NaCl und damit entsprechende Turgorerhöhung bei *Lupinus albus* und *Phaseolus vulgaris* nachweisen.

Der erste sichtbare toxische Effekt ist eine Anschwellung der Wurzelspitze. Daß diese Verdickung der Wurzeln einfach eine Folge gesteigerten Turgors ist, erscheint nach Beobachtungen Stanges (1892) zweifelhaft, der in NaCl-Lösungen ebenfalls beobachtete Anschwellungen durch isotonische KNO_3- und Glyzerin-Lösungen nicht hervorrufen konnte. Im Blattgewebe hat bekanntlich Lesage unter dem Einfluß von NaCl eine Anschwellung der Parenchymzellen bei Nichtsalzpflanzen gefunden.

Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß das Absterben der Zellen in stärkeren Lösungen von außen nach innen erfolgt. Am längsten hält sich der Zentralzylinder am Leben. Unter gleichen Bedingungen wurde dieser Versuch mit dem gleichen Resultat mehrmals wiederholt.

2) *Zea Mays.*

Versuchsbeginn 4. II. 1926, 9 h 45.

Material: Meist Keimlinge desselben Kolbens (Samen nach Farbe und Gewicht ausgesucht).

Versuchsanordnung: wie die vorhergehenden Versuche.

Lösung: Brenner $^1/_2$.

Beobachtungen:

4. II. 10 h 15: An je einem Schnitt bei zwei Wurzeln, 1 cm von der Wurzelspitze, starke Plasmolyse. Die gesamte Wurzel schlaff.

5. II. 10 h: dieselben Schnitte, die sich in Gläsern in der Lösung befinden, zeigen einen kleinen Rückgang in der Plasmolyse.

6. II. 10 h: noch immer Plasmolyse sämtlicher Zellen.

7. II. 10 h: Plasmolyse z. T. zurückgegangen.

8. II. 10 h: Plasmolyse vollständig zurückgegangen. Der Schnitt zeigt ebenso viel lebende Zellen wie Vergleichsschnitte in Wasser. Bei den anderen Wurzeln in Brenner $^1/_2$ machte sich inzwischen die bereits bei *Pisum* beschriebene Verdickung bemerkbar. Keine Schädigung der Zellen. Die gesamte Streckungszone lebend.

Derselbe Versuch wurde mit Brenner $^3/_4$ angestellt. Ergebnis: die Plasmolyse ging nicht zurück, der Protoplast starb in der Plasmolyse ab.

Gleichzeitig mit diesem Versuch wurde im Thermostaten bei 18 ° eine Maiswurzel zunächst in Wasser, dann in Brenner $^1/_2$ beobachtet. Die Wurzel wuchs vollkommen gleichmäßig, auch das Umwechseln des Wassers übte keinen wesentlichen Einfluß auf das Wachstum aus. Nach dem Umsetzen in Brenner $^1/_2$ trat zunächst vollkommener Stillstand im Wachstum ein, dann wuchs die Wurzel mit stark verminderter Intensität weiter, bis nach weiteren 3 Tagen endgültig Stillstand eintrat.

Die Messungen ergaben, daß auch bei Mais die Verdickung der vergifteten Wurzeln lediglich auf einer Anschwellung der Rindenzellen beruht. Auch bezüglich der übrigen Vergiftungserscheinungen besteht weitgehende Übereinstimmung mit *Lepidium*. Der toxische Effekt der Sulfatlösungen ist der gleiche wie bei Chloridlösungen, eher noch etwas verstärkt. An gleichem Material wurden die Versuche mit gleichem Resultat wiederholt.

3) *Lepidium sativum*.

Die mikroskopische Untersuchung zeigte in den Salzlösungen im Verhältnis ihrer Stärke Mißbildungen und Verkrüppelungen der Haare. In Brenner $^1/_4$ und der entsprechenden NaCl-Lösung sind die Wurzeln am oberen Teil noch lebend, was namentlich an den Wurzelhaaren festzustellen war, die sich leicht mit Neutralrot färben ließen. In Brenner $^1/_2$ und NaCl ist alles abgestorben. Verkrüppelte Haare wurden in Brenner $^1/_8$ nicht wahrgenommen. In den $^1/_4$-Lösungen waren nur wenig Verkrüppelungen zu sehen, in den $^1/_2$-Lösungen, die plasmolytisch wirkten, waren alle Haare verkrüppelt. Am Sproß war außer reduziertem Wachstum keine Schädigung sichtbar. Die mit *Lepidium* angestellten Versuche lassen die gleiche Seesalzwirkung erkennen, wie *Pisum* und Mais. Nach Lesage (1916) ist es durchaus möglich, *Lepidium* mit schwachen Salzlösungen während verschiedener Generationen zu einer „Salzpflanze“ zu machen. Der Einfluß des Salzes zeigt sich in einer Vermehrung des parenchymatischen Blattgewebes und

in kleinerer Ausbildung der Samen. Die 6. Generation einer wieder auf gewöhnlichem Boden ausgesäten „Salzpflanze“ zeigt dieselbe reduzierte Entwicklung wie die künstlichen Salzpflanzen, die auf salzigem Substrat keimten.

Auffällig ist die Wurzelhaarbildung, die bis zu einem gewissen Werte mit steigender Salzkonzentration zunimmt. Für einige Salzpflanzen hat Hesse (1904) eine solche Abhängigkeit der Wurzelhaarbildung von der NaCl-Konzentration festgestellt. Die Zunahme der Haarbildung ging bis zu einem Maximalgehalt von 1,5%. Über die Verkrüppelungen liegen Untersuchungen von Seidel vor, der eine chemotropische Reizbarkeit der Wurzelhaare feststellte. Nach ihm soll die Spitzenmembran eine große Plastizität besitzen, und dies mag die Ursache der beobachteten Anschwellungen und Mißbildungen sein. Auch Stier (1903) fand in KCl-Lösungen kolbenförmige Anschwellungen und Kniebildung der Haare. Nicht-Elektrolyte riefen diese Veränderungen nur bei Plasmolyse hervor.

b) Wurzelbildung.

In Süßwasser gebildete Nichthalophytenwurzeln sterben, wie wir gesehen haben, in mäßigen und stärkeren Salzlösungen ab. Hand in Hand mit dem verminderten Wachstum der Hauptwurzel ging bei *Pisum* und Mais auch die Ausbildung neuer Wurzeln. Während in Wasser alsbald sowohl innerhalb der Flüssigkeit, als auch außerhalb im feuchten Raum eine erhebliche Ausbildung von Nebenwurzeln stattfand, nahm die Anlage der Nebenwurzeln der Stärke der Lösung entsprechend ab. In Brenner $^1/_2$ und der entsprechenden NaCl-Lösung wurden innerhalb der Lösung keine Adventivwurzeln gebildet; die im feuchten Raum ausgebildeten Wurzeln zeigten nach Berührung mit der Lösung dasselbe Verhalten wie die Hauptwurzeln. Auch zeitlich war das Entstehen neuer Wurzeln von der Stärke des Mediums abhängig.

Da nun an submersen Brackwasserpflanzen bei früheren Versuchen in Finnland, List (Sylt) und Halle an den langsam absterbenden Sprossen von adaptierten Abschnitten neue Blätter gebildet wurden, mußte auch für landbewohnende Nichthalophyten nach Vergiftung der Süßwasserwurzeln mit der Möglichkeit einer Neubildung an Salz adaptierter Wurzeln gerechnet werden. Gerade hinsichtlich der bei Halophyten beobachteten und später zu besprechenden Befunde kommt diesen Beobachtungen eine besondere

vergleichend-physiologische Bedeutung zu. Einige Angaben darüber wurden bereits bei den früheren Versuchen gemacht.

Für weitere Versuche dienten

1) *Tradescantia*-Sprosse.

Versuch Nr. 1. Versuchsbeginn 4. II. 1925.

Material: Sprosse von *Tradescantia myrtiflora* und *zebrina*, mit drei Internodien.
Versuchsanordnung: Sprosse tauchen gleich lang in Reagenzgläsern in die Lösungen.
Lösungen: Leitungswasser; Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$. Lösungen alle 5 Tage erneuert.
Beobachtung:

20. II. in Wasser 3—5 cm lange Wurzeln entstanden. In Brenner $^1/_8$ 0,5—1 cm lange Wurzeln. In Brenner $^1/_4$ und $^1/_2$ starben sämtliche Sprosse ab, ohne Wurzeln gebildet zu haben. Versuch wurde mit gleichem Ergebnis wiederholt.

2) *Myriophyllum spicatum*.

Versuch Nr. 4. Versuchsbeginn 3. XI. 25, 11 h vorm.

Material: *Myriophyllum*-Sprosse aus einem Süßwassertümpel in den Passendorfer Wiesen bei Halle, dessen submerse Vegetation außer *Myriophyllum* aus *Enteromorpha intestinalis*, *Chara fragilis*, *Batrachium aquatile* und *Elodea canadensis* bestand. Die *Myriophyllum*-Sprosse hatten innerhalb von 14 Tagen im Aquarium schöne grüne Sprosse gebildet. Nur diese Sprosse — und zwar mit sechs Internodien — gelangten zur Verwendung. Adventivwurzeln wurden vorher entfernt.

Versuchsanordnung: Die Kulturen standen in hohen Glaszylindern am Fenster und waren dem Einfluß von Licht und Temperatur gleichmäßig ausgesetzt.

Lösungen: Leitungswasser; Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$; die entsprechenden Sulfatlösungen; Gipswasser. Alle Lösungen mit Spuren von $NaHCO_3$, Lösungen alle 5 Tage erneuert bezw. mit Aqua dest. aufgefüllt.

Beobachtungen:

3. XI. 1 h vorm.: In sämtlichen Lösungen physiologischer Blasenstrom.
4. XI. In allen Lösungen Blasenstrom.
5. XI. In den $^1/_2$-Lösungen hat der Blasenstrom aufgehört und erscheint auch nach Knipsen nicht mehr.
10. XI. Die $^1/_2$-Lösungen beginnen sich zu verfärben.
11. XI. Im Wasser beginnende Wurzelbildung.
18. XI. In den $^1/_8$-Lösungen beginnende Wurzelbildung. Bis zu den $^1/_4$-Lösungen (einschließlich) Blasenstrom.
20. XI. In den $^1/_4$-Lösungen beginnende Wurzelbildung, ebenfalls im Gipswasser. In den reinen Brenner-Lösungen ist die Wurzelbildung bedeutend besser, als in den Brenner-Sulfatlösungen.
22. XI. Bis zu den $^1/_4$-Lösungen (einschließlich) Blasenstrom. In Brenner-Sulfat $^1/_4$ entstandene Wurzeln sterben nach der Bildung ab.
30. XI. Blasenstrom wie vorher, allerdings in Brenner-Sulfat $^1/_4$ nur noch schwach und auch nach Knipsen nicht stärker.

Die Wurzelbildung ist parallel der Stärke der Salzlösung verzögert. Trotzdem erreichte die Wurzellänge in $^1/_8$-Brennerlösung

in derselben Zeit den Wasserwert, ja, der Durchschnitt war für die $^1/_8$-Lösung sogar erheblich günstiger. Dies spricht für eine schwache Förderung des Wurzelwachstums — nach anfänglicher Hemmung der Wurzelbildung — durch die schwachen Salzlösungen. Dem entspricht auch die Ausbildung des Sprosses. Unter gleichen Bedingungen ergab ein gleicher Versuch das dargestellte Verhältnis. Bei einem weiteren Versuch waren auch in Brenner und Brenner-Sulfat $^1/_2$ kümmerliche Wurzeln entstanden, die sofort abstarben und gebräunt wurden. Giftiger als Natriumchloridlösungen wirkten auch hier wiederum Sulfatlösungen.

Ein anderer Versuch sollte zeigen, ob die einer Salzlösung angepaßten *Myriophyllum*-Sprosse höhere Salzkonzentrationen ertragen können.

Versuchsbeginn 18. XII. 25.

Material: *Myriophyllum*-Sprosse, die sich Brenner $^1/_4$ und Brenner-Sulfat $^1/_4$ angepaßt hatten, kommen nach Entfernung der Wurzeln in Brenner $^1/_2$.

Versuchsbedingungen wie vorher.

Beobachtungen:

20. XII. Nur schwacher Blasenstrom.

Am 6. I. waren in den $^1/_2$-Lösungen — an den Vergleichspflanzen wurden in $^1/_4$ wieder lange Wurzeln gebildet — 0,5 — 1 cm lange Wurzeln entstanden, die vollkommen braun waren, und deren Zellen unter dem Mikroskop einen gebräunten Protoplasten zeigten. Die grünen Teile waren im Gegensatz zu den Vergleichspflanzen zum größten Teil abgestorben. Versuch wurde mit gleichem Ergebnis wiederholt.

4. Seesalzwirkungen an Halophyten.

Bringt die Versuchsanstellung eine starke Salzanreicherung der Gewebe mit sich, so liegt der Gedanke nahe, selbst die normale Salzimmunität der Halophyten könnte eine Salzvergiftung unter Umständen nicht verhindern. Um so überraschender war das Ergebnis der früheren Versuche mit abgeschnittenen und durch Schnittflächen saugenden Blättern, die — gleichgültig, ob sie von starkem oder schwachem Salzboden stammten — selbst mit voll konzentriertem Seewasser die Blattfunktionen noch ziemlich lange aufrecht erhielten. Der Unterschied gegenüber halophoben Pflanzen äußerte sich also in einem auffälligen Ausbleiben von Hemmungserscheinungen.

Wenn diese Seesalzresistenz sogar bei Überschwemmung der Zellen mit Salzionen noch besteht, war von vornherein anzunehmen,

sie würde bei Adventivwurzeln an Rhizomen von *Aster tripolium* noch stärker ausgeprägt sein. Angesichts der an den Wurzeln halophober Pflanzen ermittelten starken Hemmungs- und Vergiftungserscheinungen müßte sich der ökologische Gegensatz dann trotz der im Vergleich zu den Blättern viel weniger gefährlichen Salzwirkung auch an den Wurzeln noch recht erheblich bemerkbar machen.

Bei einigen orientierenden Versuchen hatte sich herausgestellt, daß die Herkunft des Materials von großer Bedeutung war: Es schien physiologisch bedeutungsvoll, ob die untersuchten Pflanzen bereits mit Salz in Berührung gekommen oder ob sie Halophyten mit Süßwasseradaption waren. Deswegen soll im folgenden ein strenger Unterschied zwischen dem Material verschiedener Herkunft gemacht werden. Es soll festgestellt werden, ob die zu untersuchenden Halophyten bei einer gewissen Salzkonzentration ein strenges Optimum haben, oder ob das „Vorleben" physiologisch entscheidend ist für das Verhalten gegenüber Salzlösungen. Dabei knüpfen wir an die letzten Versuche mit Nichthalophyten an und untersuchen zunächst die

a) Bildung von Adventivwurzeln.

α) Halophyten von stark versalzenem Standort.

1) *Aster tripolium.*

Als besonders gutes Objekt erwies sich *Aster tripolium.* Frische Rhizome standen das ganze Jahr auf den verschiedenen Salzstellen zur Verfügung. Sie wurden stets sorgfältig gesäubert, unter Wasser mit frischen Schnittflächen versehen und in Erlenmeyer-Kolben mit reiner Watte so befestigt, daß das Rhizom etwa 2 cm in die Lösung tauchte.

Versuch Nr. 5. List auf Sylt. Versuchsbeginn am 20. IV. 25.

Material: In List wurden am Salzgraben zwei *Aster*-Stöcke ausgegraben (Salzgehalt des Rhizosphärenwasser 1,62 %). Die Stöcke wurden gereinigt, von Nebenwurzeln befreit und in einzelne Rhizome zerlegt. Von jedem Stock für jede Lösung je 10 Rhizome. Für reines Wasser auch noch 20 Rhizome eines anderen Stockes.

Versuchsanordnung: Rhizome mittels Watte in Reagenzgläsern (je 2—3 für jedes Glas) so befestigt, daß sie 1 cm in die Lösung tauchten. Ferner wurden 20 Rhizome anderer *Aster*-Stöcke in einer Tonschüssel in feuchten Sand gesteckt und alle 2 Tage mit Wasser begossen.

Das Ergebnis war hierbei nicht besser als in den Reagenzgläsern: von 20 Rhizomen nach 3 Wochen bei 5 Rhizomen Wurzelbildung.

Lösungen: Pumpenwasser, Seewasser $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$, $^1/_1$ und $1\,^1/_2$.

Beobachtungen:

25. IV. Von $^1/_8$ bis $^1/_2$ sind im feuchten Raum über der Lösung Wurzeln entstanden und in die Lösung hineingewachsen.

1. V. In Wasser sind an 4 Rhizomen Wurzeln entstanden.

10. V. In den Lösungen sind bis Seewasser $^1/_2$ Wurzeln entstanden.

Endeffekt am 26. V. 25. Es werden nur in der Lösung entstandene Wurzeln gezählt.

Lösungen	Anzahl der angesetzten Rhizome	Anzahl der Rhizome, an denen Wurzelbildung eintrat
Wasser	30	5
Seewasser $^1/_8$	10	8
„ $^1/_4$	10	8
„ $^1/_2$	10	1

In $^1/_8$ sind die Wurzeln am besten entwickelt.

In den Lösungen über $^1/_2$ keine Wurzelbildung.

Derselbe Versuch wurde mit *Aster*-Rhizomen aus Trotha (Halle) von der *Phragmites*-Stelle (vgl. Montfort u. Brandrup, 1927 a) mehrfach in ganz gleicher Weise angesetzt. Vorversuche hatten ergeben, daß die Wurzelbildung hier an *Aster*-Rhizomen in Wasser 80—95 % beträgt. In $^3/_4$-Lösungen ist sie selten und spärlich.

Es sei hier nur einer der zahlreichen Versuche, die stets das gleiche Ergebnis hatten, mitgeteilt.

Versuchsbeginn 3. XI. 25, für jede Lösung 10 Rhizome.

Lösungen: Leitungswasser, Brenner $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, Brenner-Sulfat $^1/_8$, $^1/_4$ und $^1/_2$.

Beobachtungen:

20. XI. In Wasser beginnende Wurzelbildung.

24. XI. In Brenner-Sulfat $^1/_8$ beginnende Wurzelbildung.

28. XI. In Brenner $^1/_8$ und Brenner-Sulfat $^1/_4$ beginnende Wurzelbildung.

30. XI. In Brenner $^1/_4$ und Brenner-Sulfat $^1/_2$ beginnende Wurzelbildung.

2. XII. In Brenner $^1/_2$ Wurzelbildung.

Endeffekt am 18. XII. 25.

Lösungen	Zahl der angesetzten Rhizome	Wurzelbildung an den Rhizomen	Gesamtzahl der Wurzeln	Gesamtlänge der Wurzeln cm
Wasser	10	9	12	102
Brenner $^1/_8$	10	7	7	50
„ $^1/_4$	10	5	5	22
„ $^1/_2$	10	2	3	8
Brenner-Sulfat $^1/_8$ . .	10	8	8	63
„ „ $^1/_4$ . .	10	4	4	29
„ „ $^1/_2$ . .	10	2	4	23

Bei den Messungen wurden nur Wurzeln gezählt, die in der Lösung entstanden waren.

Da es den Anschein hatte, als ob die Rhizome der *Phragmites*-Stelle des Salzes infolge des niedrigen Salzgehaltes des Bodens entwöhnt wären, so wurde dieser Versuch mit Rhizomen wiederholt, die vom oberen Teil des Salzplatzes mit einem durchschnittlichen Salzgehalt von 1,5 % der Bodenlösung stammten. An eine besondere Gewöhnung an das Sulfat konnte nach den früheren Versuchsergebnissen kaum gedacht werden.

Versuchsbeginn 13. II. 26.

Lösungen: Wasser, Brenner $^1/_8$, $^1/_4$.

Endeffekt am 8. III. Die Wurzelbildung erfolgte auch hier wiederum am schnellsten im Wasser, in den Salzlösungen trat wiederum eine erhebliche Verzögerung ein.

Lösungen	angesetzte Rhizome	Wurzelbildung an Rhizomen	Gesamtzahl der Wurzeln
Wasser	21	19	82
Brenner $^1/_8$	24	21	37
„ $^1/_4$	27	6	8

Die Versuche zeigen, daß die Trothaer *Aster*-Rhizome ihr Optimum für die Bildung von Wurzeln im Süßwasser haben. Wenn bei den Lister Versuchen ein Optimum in schwachen Salzlösungen gefunden wurde, so ist dafür eine Erklärung schwer zu finden. Man kann annehmen, daß die Rhizome, die dem Flutgraben sehr benachbart waren, vielleicht eher an eine hohe Salzkonzentration gewöhnt waren. Auch besteht bei Sylter Versuchen die Möglichkeit einer Hemmung im „Pumpenwasser", das etwas bräunlich gefärbt war. Es bedarf weiterer Versuche, um diese Unstimmigkeit zu erklären. Gemeinsam ist sämtlichen *Aster*-Versuchen die Verzögerung der Wurzelbildung durch Salzlösungen.

2) *Ruppia rostellata.*

Bei *Ruppia rostellata* lieferten mehrere Versuche das gleiche Ergebnis einer Verzögerung der Wurzelbildung in den Lösungen. Die Wurzeln der mittleren Salzkonzentrationen sind sogar bedeutend später entstanden, als die im Wasser. Wenn sie trotzdem in der gleichen Zeit bedeutend länger geworden sind, so muß in diesen Lösungen eine Wachstumsförderung stattgefunden haben. Die mittlere Salzkonzentration ($^1/_2$) der Artern-Sole (2 %) zeigt die beste Ausbildung der Wurzeln.

Da bei den Pflanzen in einer Brenner-Lösung mit 8,3 % Gesamtsalzen immer noch ein physiologischer Blasenstrom auftrat, so sollte in einer anderen Versuchsreihe geprüft werden, ob *Ruppia* sich auch an höhere Salzkonzentration anpassen könne.

Versuch Nr. 2. Versuchsbeginn 25. II. 26.

Material: *Ruppia*-Sprosse, die in Artern-Sole $^1/_1$ kultiviert waren, von Nebenwurzeln befreit.

Lösungen: Artern-Sole $^1/_1$, Brenner 4,1, 6,2, 8,3, 12,4 % Gesamtsalze unter Zusatz einer Spur $NaHCO_3$.

Je 10 Sprosse für jede Lösung. Nur gleichmäßige hellgrüne Sprosse. Lösungen werden öfters erneuert, bezw. mit Aqua dest. nachgefüllt.

Beobachtungen:

26. II. 9 h morgens: In allen Lösungen Blasenstrom.
5 h nachm.: Nur bis Brenner 8,3 % Blasenstrom.

30. II. Bis 8,3 % Blasenstrom. 12,4 %: Blasen auch nach Knipsen unterbunden. Auftretende Bräunung in 12,4 %, also viel später als die Hemmung der CO_2-Zerlegung.

10. III. Blasenstrom wie vorher. In Brenner 4,1 % und Artern $^1/_1$ beginnende Wurzelbildung. Brenner 12,4 %: vollkommen braune Sprosse.

18. III. Bis Brenner 8,3 % Blasenstrom. Beginnende Wurzelbildung in 6,2 %.

23. III. Bis 8,3 % Blasenstrom, Brenner 12,4 %: Sprosse vollkommen abgestorben. In 8,3 % beginnende Wurzelbildung.

Lösungen	Wurzellänge; Extreme	Bemerkungen
Artern 4,2 %	7—16 cm	Reichlich Wurzeln gebildet
Brenner 4,1 %	7—14 „	
„ 6,2 %	1,5—2,5 „	Wenig Wurzeln gebildet
„ 8,3 %	0,3—0,6 „	Nur ganz vereinzelt Wurzeln gebildet.

Die Pflanze war also ebensowohl imstande sich an Wasser anzupassen, als auch eine Konzentration von doppeltem Salzgehalt des Arterner Solgrabens (Standortswasser) zu ertragen. Wenn auch die Wurzelbildung in dieser Konzentration nicht gerade sehr gut war, so blieben die Sprosse doch vollkommen frisch grün und normal. *Ruppia* gehört bezüglich des Ertragens starker Versalzung wohl zu demselben Halophyten-Typus als Wasserpflanze wie *Salicornia herbacea* als Landpflanze, die ja auch sehr hohe Salzkonzentrationen (17 %) ertragen kann.

3) *Zostera marina.*

Versuch Nr. 2. Versuchsbeginn am 18. IV. 25, List/Sylt.

Material: *Zostera* aus den *Zostera*-Bänken im Wattenmeer bei List. Rhizome sorgfältig gereinigt und von Nebenwurzeln befreit. Nur gleichmäßige Rhizome mit gleichen Blättern.

Versuchsanordnung: Pflanzen in 5 l fassenden Gläsern ceteris paribus am Fenster.

Lösungen: Pumpenwasser, Seewasser $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$, $^1/_1$.

Beobachtungen:

20. IV. In allen Lösungen physiologischer Blasenstrom.

29. IV. In allen Lösungen mit Ausnahme des Süßwassers beginnende Wurzelbildung. Im Wasser nur schwacher Blasenstrom.

6. V. In Wasser zum größten Teil Bräunung der Pflanzen. Wurzelbildung nimmt parallel der Salzkonzentration zu.

Endeffekt am 20. V. 25: Mit Ausnahme von Süßwasser in allen Lösungen Blasenstrom, der mit der Stärke der Lösung zunimmt.

Lösungen	Länge der Wurzeln	Bemerkungen
Wasser	—	keine Wurzelbildung; Pflanzen tot
Seewasser $^1/_8$	3,0 cm	Beginnende Bräunung, keine
„ $^1/_4$	3,4 „	weitere Schädigung
„ $^1/_2$	4,3 „	Starke Wurzelbildung
„ $^3/_4$	4,5 „	„ „
„ $^1/_1$	4,9 „	„ „

Die Zahlen sind Durchschnittslängen, zwischen $^1/_2$, $^3/_4$, $^1/_1$ besteht kein großer Unterschied.

Nach diesem Versuch scheint *Zostera* sich bezüglich der Wurzelbildung anders zu verhalten als andere Wasser-Halophyten. Wenn auch in einer schwachen Salzlösung immerhin noch eine gewisse Entwicklung zu bemerken war — fortdauernde Assimilation und schwache Wurzelbildung —, so scheint doch ihr Fortkommen bei geringen Salzkonzentrationen ökologisch nicht mehr von Bedeutung zu sein. Damit stimmen die Beobachtungen überein, daß *Zostera* in der Ostsee nur bis zu einer bestimmten Salzschwelle gedeiht und bei stärkerer Aussüßung, also im obersten Bottnischen Meerbusen, nicht mehr anzutreffen ist. Es sei ausdrücklich betont, daß es sich dabei nicht um eine Wirkung der Konkurrenz handelt, vielmehr um eine direkte ökologische Wirkung des verdünnten Meerwassers.

β) Brackwasser-Halophyten.

1) *Myriophyllum spicatum.*

Versuch Nr. 1. Versuchsbeginn 18. IV. 25, List/Sylt.

Material: Frische Sprosse aus dem *Myriophyllum*-Tümpel von List/Sylt (vgl. 1927a, S. 905), gereinigt und von Nebenwurzeln befreit. Nur gleich lange grüne Endsprosse gelangen in weite, 1 l fassende Gläser.

Versuchsanordnung: Pflanzen stehen am Fenster täglich 3—5 Stunden besonnt, dem Einfluß von Licht und Temperatur gleichmäßig ausgesetzt.

Lösungen: Pumpenwasser, Seewasser $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$, $^1/_1$. ($^1/_2$ wirkte plasmolytisch auf die Blätter.) Lösungen alle 5—7 Tage erneuert.

Beobachtungen:

1. V. Im Wasser die ersten Wurzeln entstanden. Bis Seewasser $^3/_4$ (dort allerdings nur schwach) physiologischer Blasenstrom. In Seewasser $^1/_1$ hat der Blasenstrom schon nach 4 Tagen aufgehört.

3. V. In $^1/_4$ und $^1/_8$ beginnende Wurzelbildung.

10. V. In $^1/_2$ Ansatz zur Wurzelbildung. In $^1/_8$ haben die meisten Sprosse Wurzeln gebildet.

Längenmessungen der Wurzeln:

Lösungen	Wurzellänge
Wasser	2,4 cm
Seewasser $^1/_8$	3,5 „
„ $^1/_4$	1,5 „
„ $^1/_2$	0,4 „

14. V. In $^3/_4$ bei einigen Sprossen Wurzelbildung an neuen Trieben. Die meisten Sprosse sind in dieser Lösung braun. An der Spitze sind aber neue Triebe entstanden, die diese Wurzeln bildeten. Bis $^3/_4$ (schwach) Blasenstrom. Sprosse in $^1/_1$ vollkommen braun und tot, in $^1/_8$ und $^1/_2$ keine Schädigung.

Messungen am 17. V.

Lösungen	Wurzellänge	Anzahl Wurzeln an 1 Sproß
Wasser	7,1 cm	2—4
Seewasser $^1/_8$	7,1 „	3—5
„ $^1/_4$	8,5 „	2—4
„ $^1/_2$	6,8 „	1—2
„ $^3/_4$	2,4 „	0—1

An dem gleichen Material wurde der Versuch mit gleichem Ergebnis wiederholt.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die Brackwasserform von *Myriophyllum spicatum* in List/Sylt ein Optimum der Wurzelbildung und des Wurzelwachstums bei einem Salzgehalt von 0,4 % hat. Dieser Salzgehalt würde auch dem normalen Durch-

schnittsgehalt des Brackwassertümpels entsprechen. Da die Wurzelbildung in dieser Salzlösung etwas später als im reinen Wasser erfolgte, muß an eine Förderung des Wachstums durch die Salzlösung gedacht werden. Auf das Anpassungsvermögen der Sprosse soll in diesem Zusammenhang nicht weiter eingegangen werden. Von Interesse war es, zu untersuchen, wie sich die einer mittleren Salzlösung angepaßten Sprosse gegenüber höheren Lösungen verhalten.

Versuch Nr. 3. Versuchsbeginn 18. V. 25.

Material: Gute Sprosse aus Seewasser $^1/_2$ kommen nach Entfernung der Wurzeln in $^1/_2$, $^3/_4$, $^9/_{10}$ und $^1/_1$.

Beobachtungen:

30. V. Nur in $^1/_2$ neue Wurzeln gebildet. In $^3/_4$ sind die ursprünglichen Triebe abgestorben, hatten aber einige neue Triebe gebildet; in $^9/_{10}$ und $^1/_1$ alle Sprosse tot.

Myriophyllum hat also schon bei einer relativ niedrigen Salzkonzentration die Wachstumsgrenze erreicht. Die Entwicklung der Sprosse in höheren Lösungen ist so gering, daß sie ökologisch keine Rolle spielen kann: *Myriophyllum spicatum* ist eben höchstens imstande, im Brackwasser zu leben.

2) *Batrachium Baudotii.*

Versuch Nr. 1. Versuchsbeginn 18. IV. 25, List/Sylt.

Material: *Batrachium* aus dem *Batrachium*-Tümpel in List (vgl. 1927a, S. 905; Salzgehalt 0,252 %.) Gut gesäuberte, von Wurzeln befreite Sprosse mit Wasserblättern. Nur gleich grüne Sprosse.

Versuchsanordnung: Sprosse stehen in weiten, 2 l fassenden Gläsern am Fenster, dem Einfluß von Licht und Temperatur gleichmäßig ausgesetzt (täglich 4—5 Stunden Sonne).

Lösungen: Pumpenwasser, Seewasser $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$, $^1/_1$.

Versuchsbeginn 12 ^{h} mittags.

Beobachtungen:

18. IV. 1 ^{h} mittags: Überall Blasenstrom.
3 ^{h} nachm.: Blasenstrom nur bis $^3/_4$.

19. IV. Blasenstrom nur bis $^1/_2$.

24. IV. Beginnende Wurzelbildung in Wasser. Sprosse in $^1/_2$ und $^3/_4$ verfärben sich.

26. IV. Beginn der Wurzelbildung in $^1/_8$. $^1/_2$: beginnende Verfärbung.

28. IV. Beginnende Wurzelbildung in $^1/_4$.

30. IV. Beginnende Wurzelbildung in $^1/_2$. Die Pflanzen in Wasser und $^1/_8$ haben Luftblätter gebildet und Knospen angesetzt. Blasenstrom bis $^1/_2$, Sprosse in $^3/_4$ und $^1/_1$ abgestorben.

6. V. In Wasser und $^1/_8$ stehen die Pflanzen in voller Blüte. In $^1/_4$ und $^1/_2$ haben sie Luftblätter gebildet und zeigen Blütenansatz. In $^1/_2$ sind einzelne Teile abgestorben.

14. V. Alle Pflanzen bis $^1/_2$ einschließlich stehen in Blüte. Der Blütenstiel ist in $^1/_4$ und $^1/_2$ erheblich kürzer als in Wasser und $^1/_8$, zwischen denen kein Unterschied besteht. Entsprechend sind auch die Blüten kleiner. In $^1/_2$ hat sich die Blüte nicht geöffnet. Zwischen den oberhalb der Lösungen gebildeten Luftblättern besteht ein deutlicher Unterschied. Über $^1/_8$ und in $^1/_4$ sind die Blätter erheblich tiefer gespalten als über Wasser. In $^1/_2$ kamen die Pflanzen nicht mehr zur Bildung von Luftblättern, sondern bildeten nur einen Knospenansatz [1]).

Endeffekt am 18. V. 25:

Lösungen	Länge der Wurzeln	Bemerkungen
Wasser	3—6,5 cm	
Seewasser $^1/_8$	3,5—8,7 „	
„ $^1/_4$	2,0—4,7 „	
„ $^1/_2$	0,5—1,2 „	Nur sehr wenig Wurzeln gebildet

Bis zum Abschluß des Versuches am 29. V. haben sich die Luftblätter in $^1/_8$ und $^1/_4$ nicht wesentlich verändert.

Batrachium Baudotii zeigt das Optimum der Wurzelbildung in einer schwachen Salzlösung und verhält sich damit ähnlich wie in Brackwasser vorkommende Pflanzen von *Myriophyllum spicatum*, die ihm auch ökologisch entsprechen.

γ) Künstliche „Süßwasser-Halophyten".

Wie wir gehört haben, verträgt *Ruppia rostellata* selbst den starken Salzsprung aus 4,1 % Arternsole in Leitungswasser noch ganz gut. Das Wachstum der Adventivwurzeln ist jedoch, trotz der anfänglichen Hemmung ihrer Bildung in den Salzlösungen, in der $^1/_2$-Sole am stärksten.

Gehen wir nun von solchen *Ruppia*-Sprossen aus, die sich während 8 Wochen aus voller Arternsole an Leitungswasser angepaßt haben, so ergeben sich andere Verhältnisse. Während die H_2O-Wurzeln, die unmittelbar nach dem Salzsprung gebildet wurden, gegenüber den Solewurzeln eine Hemmung des Wachstums aufweisen, die sie selbst nach 7 Wochen nur eine Länge von 5—8 cm erreichen ließ, finden wir bei den nach 8-wöchigem Aufenthalt der Sprosse in Leitungswasser von alten Wurzeln befreiten Sprossen 1. das Optimum der neuen Wurzelbildung in H_2O, und 2. schon nach $3^1/_2$ Wochen eine recht erhebliche Wachstumsförderung der

1) Die Möglichkeit einer verschiedenen morphologischen Gestaltung der Luftblätter unter dem Einfluß von Salzlösungen, die wahrscheinlich eine hemmende Wirkung auf die Entwicklung der Blätter ausüben, erwähnt Goebel (1908).

H_2O-Wurzeln gegenüber den in voller Sole bei umgekehrtem, aber noch ertragenem Salzsprung gebildeten Salzwurzeln.

Wird dieser Salzsprung bei an Süßwasser adaptierten *Ruppia*-Sprossen über die normale Solekonzentration hinausgetrieben, so tritt zwar noch 2—3 Tage lang selbst noch bei 8,3 und 12,4% Salzgehalt ein physiologischer Blasenstrom auf (in 6,2% sogar 3 Wochen lang), allein die Pflanzen sterben dann von 6,2% ab ohne Wurzelbildung ab.

Der Versuch zeigt deutlich die physiologische Strukturveränderung der künstlichen „Süßwasser-*Ruppia*". Zwar ist sie bezüglich ihrer Potenz durchaus noch Salzpflanze und keineswegs Nichthalophyt. Das bezeugt die Adaption der CO_2-Zerlegung bei dem Sprung von H_2O zu 6,2%, zu der eine wirkliche „Süßwasser"-pflanze, ja selbst als Brackwassermodifikation, während so langer Zeit nicht fähig ist. Lediglich die Organbildung ist im Sinne der Nicht-Halophyten gehemmt.

b) Salzwachstumsreaktion bei Steigerung der Salzkonzentration.

α) In Süßwasser gebildete Wurzeln.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß die Wurzelbildung verschiedener Halophyten ihr Optimum durchaus nicht in höheren Salzlösungen erreicht, vielmehr bei schwachen Konzentrationen oder, wie z. B. bei *Aster tripolium* aus Trotha, in Süßwasser am meisten gefördert ist. Es soll nun im folgenden untersucht werden, ob diese in Wasser gebildeten Wurzeln noch halobiontische Potenzen haben oder ob das Leben im Süßwasser sie auch physiologisch zu Süßwasserwurzeln gestempelt hat.

1) *Aster tripolium.*

Versuch Nr. 18. Versuchsbeginn: 30. X. 1925, 4 h nachm.

Material: Frische Wurzeln, die an Rhizomen aus Trotha (*Phragmites*-Stelle) in Wasser gebildet waren.

Versuchsanordnung: Je 10 Rhizome für jede Lösung mit 3—4 Wurzeln kommen in Erlenmeyerkolben in die betreffende Lösung.

Lösungen: Leitungswasser, Brenner $^1/_1$ und $^1/_2$, Brenner-Sulfat $^1/_1$ und $^1/_2$.

Beobachtungen:

2. XI. 9 h vorm.: In den $^1/_1$-Lösungen Bräunung der Wurzelspitzen.

4. XI. Die Bräunung ergreift auch die oberen Teile. Einige Wurzeln vollkommen durchsichtig. Die mikroskopische Untersuchung zeigt in der Plasmolyse abgestorbene Zellen.

20. XI. An den oberen Teilen der geschädigten Wurzeln sind neue, tadellos weiß aussehende Wurzeln entstanden. Die gebräunten Hauptwurzeln zeigen keinen Zuwachs. In den $^1/_2$-Lösungen sehen die Wurzeln normal aus.

10. XII. An den Rhizomen sind in sämtlichen Lösungen kleine Nebenwurzeln entstanden, die aber kein weiteres Längenwachstum nach ihrer Entstehung zeigen.

Die $^1/_2$- und $^1/_1$-Brenner-Sulfatlösungen wirkten stark plasmolytisch. Die in Wasser gebildeten Wurzeln konnten die Plasmolyse nicht überwinden, sondern starben in den $^1/_1$-Lösungen in der Plasmolyse ab. Die physiologische Potenz der *Aster*-Rhizome zur Halobiose äußerte sich nun darin, daß die Rhizome imstande waren, in der Lösung neue Wurzeln zu bilden. Wenn auch die Ausbildung dieser neugebildeten Wurzeln nicht sehr gut war, so beweist diese Tatsache doch, daß die Pflanze imstande ist, sich an eine höhere Salzkonzentration anzupassen. Ökologisch ist diese Anpassungsfähigkeit wohl kaum von Bedeutung.

Zur näheren Kennzeichnung, wie weit in Wasser entstandene Wurzeln durch Salzlösungen im Wachstum event. gefördert würden, mußten genaue Messungen mit dem Horizontalmikroskop vorgenommen werden. Die Versuchsanordnung für diese Versuche war folgende: Die Messungen wurden im Gasthermostaten ausgeführt, der während der Messung durch eine Glühbirne erleuchtet wurde. Ein Einfluß der Beleuchtung, die nur einige Sekunden dauerte, in fördernder oder hemmender Hinsicht konnte nicht festgestellt werden. Sämtliche Lösungen, die auf die Wurzeln einwirkten, wurden mit abgestandenem Wasser bereitet und standen mindestens 48 Stunden im Thermostaten, ehe sie zum Versuch benutzt wurden. Die Temperatur betrug 23—24° C. Die Beobachtung der Wurzeln erfolgte in der Art, daß eine Wurzel zunächst 24 Stunden zu regelmäßigen Zeiten in ihrem Ursprungsmedium beobachtet, dann in dieser Lösung umgesetzt und wieder 24 Stunden beobachtet wurde. Dann erst kam sie in eine andere Lösung zur Beobachtung des weiteren Wachstums. In ihrem Ursprungsmedium wuchsen die Wurzeln trotz Umsetzens während der Beobachtungszeit normal. Während des Versuches waren die Wurzeln in Verbindung mit dem Rhizom, hatten also während der Versuchsdauer genügend Nährstoff zur Verfügung. Parallel mit diesen Messungen im Thermostaten liefen Messungen in der gleichen Art im Laboratorium. Diese Versuche zeigten im wesentlichen das gleiche Ergebnis der Messungen im Thermostaten (Temperatur im Laboratorium 14—19°. Diese Temperaturschwankungen waren aber über die 24 stündige Beobachtungszeit gleichmäßig verteilt). Jede Versuchsreihe wurde mit 10 Wurzeln ausgeführt, die ein einheitliches Bild ergaben. Fig. 8 gibt für jede Lösung den Durchschnittswert an.

Ergebnis der Versuche: Das Umsetzen der Wurzeln von Wasser in Salzlösungen war stets mit einer Veränderung der Wachstumsintensität verbunden. Sie nahm je nach der Stärke der einzelnen Lösungen ab. Hypertonische Lösungen — Brenner $^1/_2$ — sistierten zunächst das Wachstum vollständig. Sobald aber osmotischer Ausgleich erfolgt war, begann wieder ein schwaches Wachstum, das freilich bald wieder vollkommen aufhörte. Irgend-

welche Schädigungen waren auch nach längerer Zeit weder makroskopisch noch mikroskopisch zu sehen. Die Wurzeln bildeten später Nebenwurzeln, auch entstanden am Rhizom neue Wurzeln. Schwache Salzlösungen hemmten das Wachstum der Wurzeln allmählich. Im übrigen erfolgte auch dort alsbald Neubildung von Wurzeln. Stark hypertonische Lösungen wirkten natürlich sofort wachstumshemmend. Die Wurzel starb hierbei z. T. ab. Am Rhizom und an älteren Teilen der Wurzel entstanden dann nach sehr langer Zeit neue Wurzeln.

Bemerkenswert ist noch, daß bei denjenigen Wurzeln, die nach dem Umsetzen in der betreffenden Salzlösung weiterwuchsen, hinter der Wurzelspitze eine Einschnürung stattfand, die offenbar mit Krümmungen der Wurzel zusammenhing.

2) *Ruppia rostellata.*

Versuch. Beginn des Versuches: 2. II. 1926, 10 h vorm.

Material: In Süßwasser kultivierte *Ruppia*-Sprosse, die lange, schöne Wurzeln gebildet haben.

Versuchsanordnung: Die Wurzeln kommen in Reagenzgläser und stehen am Fenster.

Lösungen: Arternsole $^3/_4$ und $^1/_1$.

Beobachtungen:

2. II. 6 h nachm. Plasmolyse unverändert.

3. II. Plasmolyse noch nicht zurückgegangen. Bräunung der Streckungszone.

4. II. Bräunung nach dem oberen Teil der Wurzel fortgeschritten. Wurzelspitze von 0—0,45 mm ab hellbraun, dann 0,14 mm lange dunkelbraune Zone, darauf hellbraune Zone, die in die normale Färbung der Wurzel übergeht. Zellen der Epidermis der Wurzelhaube in der Plasmolyse abgestorben. Sie zeigen einen abgerundeten, geronnenen und gebräunten Protoplasten.

In Süßwasser gebildete *Ruppia*-Wurzeln sterben also beim Übertritt in das normale Standortsmedium des Ausgangsmaterials und selbst in eine weit geringere Konzentration in der Plasmolyse ab (Arternsole von 4,2 und 3,15 % Salz).

Für *Ruppia*-Wurzeln, die von Leitungswasser in Artern $^1/_2$ und $^1/_4$ umgesetzt wurden, gilt das gleiche wie für die entsprechenden *Aster*-Wurzeln: beim Übersetzen von Wasser in Artern $^1/_2$ trat zunächst vollkommener Stillstand im Wachstum ein. Nach einiger Zeit wachsen die Wurzeln mit stark verminderter Intensität weiter, bis das Wachstum schließlich ganz zum Stillstand kommt. Beim Übersetzen von Wasser in Artern $^1/_4$ wird das Wachstum allmählich eingestellt. In beiden Fällen ist das Rhizom imstande,

neue Wurzeln zu bilden. Bei den *Ruppia*-Versuchen wurden nur makroskopische Beobachtungen gemacht.

β) In Salzlösung gebildete Wurzeln.

Aster Tripolium.

Die Versuchsanordnung war die gleiche wie bei den H_2O-Wurzeln.

Die in den Salzlösungen gebildeten Wurzeln verhielten sich vollkommen anders. Wurzeln, die von Brenner $^1/_8$ in Brenner $^1/_4$ umgesetzt wurden, zeigten wohl zunächst Hemmung der Wachstumsintensität, wuchsen aber nach dem Umsetzen wieder mit der früheren Stärke. Ebenso verhielten sich Wurzeln, die aus $^1/_4$ in $^1/_1$ umgesetzt wurden. Die Wachstumskurven sind in der Fig. 10 zusammengestellt. Die Besprechung der Versuche soll für die allgemeine Diskussion aufgespart werden.

Abschnitt II.

Der Anteil der H-Ionenkonzentration an den Seesalzwirkungen.

1. Vorbemerkungen.

Eine Zeitlang schien es unter dem Einfluß der grundlegenden Arbeiten von Hoagland, Arrhenius, Olsen und Salisbury so, als ob die Bemühungen um das Erfassen des am Standort „maßgebenden" Faktors sich einseitig zugunsten einer Allmacht des p^H entwickeln würden. Insbesondere Olsen (1920), dem wir sehr eingehende und wertvolle Studien teils am natürlichen Standort, teils an Nährlösungskulturen verdanken, kam schließlich zu der Überzeugung, jeder Pflanzengesellschaft käme ein ganz bestimmter p^H zu.

Diese Auffassung erschien sogar Arrhenius zu einseitig. „Das heißt jedoch zu weit gehen, da man bei einer solchen Betrachtungsart ganz und gar von dem historischen Moment in der Entwicklung einer solchen Gemeinde absieht" (1926, S. 46).

Auch haben neuere Erfahrungen über Interferenzwirkungen von H- und Salzionen von Brenner (1920), Prianischnikow (1923) Lundegårdh (1924) und Mevius (1924) einwandfrei gezeigt, daß die physiologische Wirkung von H-Ionen durch Salzionen (insbes. Ca-Ionen) paralysiert werden kann. Gegen die lange übliche Unterschätzung des Nährsalzgehaltes zugunsten einer über-

ragenden Bedeutung des p^H macht die neuere Ökologie ziemlich heftig Front: „Es ist also anzunehmen, daß sowohl für die absolute Verbreitung der Arten wie für das optimale Gedeihen derselben der Salzgehalt immer ein Faktor ist, der mit dem H-Ionen-Faktor interferiert. Böden mit gleichen p^H brauchen keineswegs ökologisch gleichwertig zu sein" (Lundegårdh, 1925, S. 313).

Auf der anderen Seite liegt der Schluß auf kausale Beziehungen zwischen den z. B. am Meeresstrand in den Vertikalzonen gemessenen H-Ionenkonzentrationen und auffälligen Veränderungen in der Vegetation der Zonen nur allzu nahe. Als erster machte Arrhenius (1920) hierauf aufmerksam, der in den Stockholmer Schären auffällige Unterschiede in einzelnen Strandassoziationen fand. Später untersuchte Salisbury (1922) im Anschluß an Wherry an der englischen Küste systematisch Salz-, Strand- und Dünengesellschaften. Wie weit man infolge der dabei angetroffenen relativ hohen p^H-Werte (7,0—8,4) die Halophyten ökologisch etwa als „Alkaliphyten" bezeichnen darf, soll uns nachher beschäftigen.

Da nun die zu unseren Versuchen verwendeten Lösungen (Nordseewasser und künstliche Seesalzlösungen) alkalisch waren, die p^H-Optima des Wurzelwachstums aber für einige unserer halophoben Versuchspflanzen relativ weit auf der sauren Steite liegen, so hätte es ja sein können, daß die Hemmungserscheinungen wenigstens z. T. gar keine Seesalz-, vielmehr p^H-Wirkungen darstellen.

Gerade für *Zea Mays* mußte mit einer solchen Komplikation gerechnet werden, da die Gefahr bestand, es könnte den Wurzeln nicht gelungen sein, den p^H der alkalischen Lösung stark zu senken.

Wie nötig aber gerade bei Mais eine starke Senkung ist, hat neuerdings Zinzadze (1926) im Anschluß an frühere Angaben dargetan. Im Gegensatz zu den früheren Angaben über zwei Optima des Längenwachstums der Wurzeln (1. bei p^H—5,2: 2. bei p^H 7,5) entwickelten sich in Z.s eigenen Versuchen die Maispflanzen ceteris paribus am besten bei p^H 4,0—5,3.

Nun ergaben aber die Messungen des p^H eine weitgehende Übereinstimmung der zu den Vergleichsversuchen verwendeten Lösungen. So wurde vielfach übereinstimmend der p^H-Wert 7,4 gefunden. Infolge der starken Pufferung der Lösungen änderte sich in den Flaschen dieser Wert beim Verdünnen meist nicht. Unter der (freilich hypothetischen) Voraussetzung, daß seine Änderung in den Kulturgefäßen unter dem Einfluß der Wurzeln überall gleichmäßig erfolgt sei, würden die gegenüber dem H_2O-Optimum des Wurzelwachstums gefundenen Hemmungen lediglich als Salz- und nicht als p^H-Wirkungen aufzufassen sein.

Um die Frage exakter zu behandeln, wurden Brennerlösungen in Leitungswasser mit $^1/_{50}$ normal KOH und H_2SO_4 auf einen bestimmten p^H eingestellt. Die Lösungen wurden vor dem Beginn

des Versuches täglich auf ihren Wert mit den Sörensen'schen Indikatoren untersucht und auf ihren Titer gebracht. In etwa 14 Tagen waren sie konstant.

2. H-Ionenwirkung und Salzwirkung bei Nicht-Halophyten.

a) *Zea Mays.*

Versuchsbeginn: 1. XII. 25.

Material: Sämtliche Samen aus einem Maiskolben nach gleicher Farbe und gleichem Gewicht ausgesucht.

Versuchsanordnung: Lösungen in Erlenmeyerkolben (100 ccm). Die Keimpflänzchen sind zunächst mit Watte befestigt. Nach Entwicklung der Nebenwurzeln werden sie ohne Befestigung hineingestellt. Während des ganzen Versuches stehen die Pflanzen in Verbindung mit dem Samen. Nur gleichlange Keimlinge (2,5—3,0 cm) gelangen zur Verwendung. Keimwurzeln tauchen 0,5 cm in die Lösung ein. Die Kolben stehen unter feuchten Glocken und werden täglich gelüftet. Einfluß von Licht und Temperatur gleichmäßig.

Lösungen: Wasser, Brennner $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$, Gipswasser. Sämtliche Lösungen mit den p^H-Abstufungen 4,6; 6,0; 7,4.

Beobachtungen:

Am 4. XII. p^H sämtlicher Lösungen unverändert. Lösungen erneuert. Guttation überall, außer in den Brennerlösungen.

Am 7. XII. Guttation nur in sämtlichen H_2O- und $CaSO_4$-Lösungen. In Brenner $^1/_2$ mit jeglichem p^H die bekannten Verdickungen der Wurzeln. Ein Unterschied im Wachstum nur in den einzelnen Konzentrationen, nicht aber innnerhalb des verschiedenen p^H einzelner Lösungen zu bemerken. Lösungen werden ausgewechselt.

9. XII. Guttation nur in H_2O und Gipswasser p^H 4,4. Keimscheiden mit Ausnahme der Brenner $^1/_2$-Lösungen überall durchbrochen. Ein Unterschied in der Ausbildung der Nebenwurzeln, die mit steigender Salzkonzentration abnimmt, innerhalb des verschiedenen p^H der einzelnen Konzentrationen nicht zu bemerken. Die Lösung wird weiterhin bis zum 18. XII. alle 2 Tage erneuert.

Längenmessungen am Ende des Versuchs:

	p^H 4,4	p^H 6,0	p^H 7,4
	Leitungswasser		
Wurzel . . .	19,4	27,0	27,0
Sproß . . .	18,0	21,0	20,0
	Gipswasser		
Wurzel . . .	4,0	24,0	21,0
Sproß . . .	12,0	18,5	17,0
	Brenner $^1/_8$		
Wurzel . . .	18,0	25,0	24,0
Sproß . . .	14,5	21,0	18,0

Längenmessungen (Fortsetzung):

	p^H 4,4	p^H 6,0	p^H 7,4
	Brenner $^1/_4$		
Wurzel . . .	19,0	21,0	19,0
Sproß . . .	14,0	15,0	13,5
	Brenner $^1/_2$		
Wurzel . . .	8,0	10,5	7,0
Sproß . . .	10,0	11,0	10,0

Auch in Leitungswasser p^H 4,4 hat die Guttation aufgehört und erscheint nach Beschneiden der Blätter nicht mehr. In Gipswasser p^H 4,4 sind die Wurzeln ähnlich verdickt wie in Brenner $^1/_2$, auch zeigen Nebenwurzeln, die in die Lösung hineingewachsen sind, dieselben Erscheinungen. Wurzeln in Brenner $^1/_2$ zeigten die Wurzelanschwellung, am stärksten jedoch bei p^H 7,4.

Der Versuch zeigt deutlich, daß für die Vergiftungserscheinungen der Seesalzlösungen nicht allein die H-Ionen verantwortlich sind, daß es sich vielmehr in erster Linie um eine reine Salzwirkung handelt.

b) *Pisum sativum.*

Beginn des Versuches am 22. X. 25.

Material: *Pisum*-Samen wie bei früheren Versuchen.

Versuchsanordnung: Wie der vorhergehende Mais-Versuch.

Lösungen: Die Lösungen wurden mit Na_2HPO_4 und KH_2PO_4 (Salze nach Sörensen) so hergestellt, daß jede Lösung 0,01265 % PO_4 enthielt. Nur dem Leitungswasser wurde kein Phosphat hinzugefügt, was bei diesem Versuch ohne Belang ist, da es sich um einen Vergleich von Brennerlösungen gleicher Konzentrationen, doch mit verschiedenen p^H handelt. Leitungswasser p^H 7,4. Brenner $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$. p^H 7,4 und p^H 6,3.

Lösungen	Wurzellänge am			6. XI.		
	22.	24.	26. X.	Wurzel	Sproß	Nebenwurzeln
Wasser p^H 7,4	6,6	9,0	13,0	21,0	35	7 — 12 cm
Brenner p^H 7,4						
$^1/_2$	6,4	8,0	9,7	12	9	2 — 4 „
$^1/_4$	6,3	9,1	11,5	17	12	2 — 6 „
$^1/_8$	6,8	8,0	10,1	18	15	3 — 8 „
Brenner p^H 6,3					13	
$^1/_2$	6,7	8,6	10,0	11,5	13	3 — 7 „
$^1/_4$	6,9	9,0	10,9	17	20	6 — 9 „
$^1/_8$	7,0	8,3	11,0	17	23	6 — 12 „

Bis zum 4. XI. wurden die Lösungen alle 2 Tage erneuert. In den Lösungen, die zu gleicher Zeit eingestellt waren und die zur Ergänzung dienten, konnte eine Änderung

des p^H bis zum Ende des Versuches nicht beobachtet werden. In der Zeit vom 4. XI. bis 8. XI., in der die Lösungen nicht mehr erneuert wurden, senkte sich der p^H der 7,4-Lösungen auf 5,9, der 6,3-Lösungen auf 4,8.

Wenn auch bei diesem Versuch im Wachstum des Sprosses und der Wurzel die Unterschiede der p^H-Wirkung nicht zu kraß sind, so liegt doch ein erheblicher Unterschied zwischen den verschiedenen p^H ein und derselben Salzkonzentration in der Ausbildung der Nebenwurzeln. Die bereits bekannten Vergiftungserscheinungen in Brenner $^1/_2$ — Anschwellen der Wurzelspitzen usw. — waren aber bei den Brenner $^1/_2$-Lösungen mit jeglichem p^H zu bemerken.

Aus diesen Versuchen ist ersichtlich, daß es sich bei den beschriebenen Seesalzwirkungen an halophoben Pflanzen letzten Endes um eine reine und spezifische Salzwirkung handelt. Es soll zwar nicht geleugnet werden, daß dem p^H-Faktor auch eine Bedeutung zukommt, aber gegenüber der Konzentration der Seesalze tritt sie völlig in den Hintergrund.

3. Halophyten als „Alkaliphyten".

Unsere eigenen Standortsuntersuchungen ergaben für eine ganze Reihe von Salzböden und Seesalzlösungen die p^H-Werte 6,9—7,3. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte schon Salisbury; doch fand er auch Werte von 8,0, und von anderen Autoren werden sogar p^H-Werte von 8,8 angegeben.

Diese Übereinstimmung des physikalisch-chemischen Verhaltens des Substrates bezw. Mediums mit Kalkböden, allgemeiner mit Alkaliböden, legt den Gedanken nahe, das gleichartige Substrat könnte auch physiologisch eine entsprechende Prägung hervorgerufen haben. Die neueren Studien deuten darauf hin, daß Kalkpflanzen durch H-Ionen in ähnlicher Weise geschädigt werden wie kalkhaltige Pflanzen durch OH-Ionen (Mevius 1925). Danach ist zum mindesten bei den nach Salisbury (1923) durch Auswaschung sauer gewordenen älteren Dünen am Meeresstrand die Annahme gestattet, ihre Psammophyten-Vegetation, die sich von der Halophytenvegetation z. B. der jungen, noch von den Wellen erreichten *Triticum junceum*-„Vordünen" wesentlich unterscheidet, werde, abgesehen von der Konzentration der Bodenlösung, auch von der Änderung des p^H beeinflußt.

Besteht die ökologische Übereinstimmung im angegebenen Sinne zwischen Halophyten und Kalkpflanzen, dann muß man ein häufiges Vikariieren zwischen Kalk- und Seesalzsubstrat beobachten. Tatsächlich machte nun bei Phanerogamen schon Gola (1905, 1910)

auf solche Erscheinungen aufmerksam. Neuerdings schließt sich ihm für gewisse Flechten und Flechtenzonen Du Rietz an.

Du Rietz beobachtete schon 1916, daß *Caloplaca granulosa*, die im mitteleuropäischen Binnenlande eine ausgesprochene „Kalkflechte" ist, in Skandinavien aber nur auf Meeresfelsen und zwar besonders auf stark salzbespritzten Felsen vorkommt, im Sturmgürtel sich von der sonst herrschenden Bindung an Kalkgestein, das sie auf Gotland in dieser Zone besiedelt, freimacht und an der skandinavischen Westküste auf Urgestein auftritt.

Du Rietz deutet dieses ökologische „Vikariieren zwischen Kalkgestein und Meerwasser" im Anschluß an Gola als „Alkalinitätsproblem" (1925, S. 53). Er wird darin durch die Beobachtung bestärkt, daß die Verschiedenheit des Gesteins sich nur oberhalb der Spritzwirkung des Salzwassers in der bekannten Scheidung der Arten kundgibt, innerhalb der Wellen- und unteren Spritzzone hingegen infolge der Bespülung mit alkalischem Seewasser völlig ausgelöscht sei. Wenn aber selbst in der oberen Spritzzone die auf Kalkfelsen (z. B. auf Gotland) ganz normale „Hygrohaline *Xanthoria parietina*-Assoziation" auch auf Urgestein angetroffen wird, so soll nach Du Rietz (1925, S. 52 und briefliche Mitteilung) immer eine „Ornithocoprophile-Fazies" vorliegen. Der schwedische Flechtenforscher läßt es dahingestellt sein, ob die auch sonst beobachtete ökologische Gleichwertigkeit von Kalkgestein und Seevogelexkrementen auf deren Kalkgehalt oder ihrer Alkalinität beruht. Unter Berücksichtigung der neueren Anschauung der Physiologen über die entscheidende Rolle des p^H unter Zurücksetzung des Ca-Faktors auch bei der Wirkung des Kalkbodens, kämen wir auch hier zu den OH-Ionen als „maßgebendem Faktor". Folgerichtig betont Du Rietz weiter: „Im Lichte dieser allgemeinen Erscheinung erscheint es ja gar nicht unerwartet, daß gerade die Vegetation der untersten, vom Meereswasser am stärksten beeinflußten Zonen der Kieselgesteinfelsen mit derjenigen der Kalkfelsen identisch ist" (S. 54).

Die Anschauung Du Rietzs vermag die geschilderten Verhältnisse bei Flechten vielleicht befriedigend zu erklären. Daraus folgt freilich nicht die Richtigkeit der Erklärung. Die Auslöschung des Unterschiedes in der Wirkung zwischen Kalk- und Urgestein in der vom Meerwasser bespülten Zone könnte auch ganz unabhängig vom p^H des Salzwassers einfach an einem „Salz"-faktor gelegen sein. Die floristische und soziologische Übereinstimmung der Assoziationen der untersten supralitoralen Zonen trotz verschiedenem Substrat läßt sich wohl auch auf diese Weise und als Folge der Ausschaltung aller nicht streng halobiontischen Flechten erklären.

Merkwürdig bleibt immerhin das Auftreten von Binnenlandkalkflechten (die dort natürlich nicht halobiontisch sind) in der Spritzzone auf Urgestein. Suchen wir dem ein Analogon von den Phanerogamen an die Seite zu stellen, so könnte man vielleicht an *Dryas octopetala* denken. Im Hochgebirge vorwiegend an Kalkboden gebunden, steigt sie im hohen Norden bis an die Meeres-

küste herab, um sich nach Hult (1884, S. 214 u. 215) am Eismeer „mit der Litoralvegetation zu mischen".

Man hätte daraus auf ein ähnliches Verhalten bei *Dryas* wie bei der Flechte *Caloplaca granulosa* schließen können. Die Frage lautete dann allgemeiner, ob Nicht-Halophyten lediglich als Alkaliphyten den Salzpflanzen geographisch und physiologisch äquivalent sein können. Ist dies der Fall, so müssen sie sich in bezug auf die reine Seesalz-, wie auf die H-Ionenwirkung analog verhalten. Es wäre also zu prüfen, ob ihre „Alkaliphilie" die am Meeresstrand sonst bestehende „Halophobie" zu überdecken und sie wenigstens zu scheinbaren „Halophyten" zu prägen vermag.

Da belehrt uns aber schon der Standort ohne jedes Experiment, daß dies bei *Dryas* durchaus nicht der Fall ist. Tatsächlich findet man nämlich von den nach Hult zu erwartenden gemischten Assoziationen (Salzpflanzen + arktisch alpine Gebirgspflanzen) an der Küste des Nordmeeres schlechterdings gar nichts. Wo wir *Dryas* u. a. arktisch-alpine Gebirgspflanzen an der lappländischen Eismeerküste in die supralitorale Zone haben hinabsteigen sehen, da mieden sie stets absolut die noch von den Salzspritzern erreichten Stellen. Ein Vikariieren von Kalk- und Salzboden haben wir dabei niemals beobachten können. Vom Standpunkt der vergleichenden Ökologie der Halobiose war dies ja von vornherein höchst unwahrscheinlich. Wir müssen aber auf diese Feststellung besonderen Wert legen.

Es bleibt noch einiges zu den „Ornitho-coprophilen Assoziationen" zu sagen. *Matricaria inodora*, die am finnischen Meerbusen bei stärkerer Aussüßung des Ostseewassers ziemlich tief hinabsteigt und bei hohem Wasserstand ohne auffällige Schädigungen überflutet wird, kommt an der norwegischen und an der Eismeerküste als Strandpflanze vor, außerhalb des Strandes und jeglicher Windsalzwirkung aber z. B. auf der Torftundra der Insel Heinäsaarit an der Lappländischen Eismeerküste nur an solchen Stellen, wo der Torf infolge der Tätigkeit arktischer Seevögel (besonders des „Seepapageis" *Fratercula arctica*, *Alca Tora* und Raubmöven) seine normale Vegetation der *Rubus chamaemorus-Empetrum nigrum*-Assoziation verloren hat. Hier bilden sich unmittelbar auf den Kotplätzen inmitten der eintönigen Tundra ungemein reizvolle und üppige „Blumensträuße" von *Matricaria inodora* f. *maritima*. Man fragt sich, worin liegt das tertium comparationis dieser beiden Substrate?

In diesem Zusammenhang sind die besonders durch Sernanders eingehende Studien bekannt gewordenen „nitrophilen" Flechten der Vogelsitzplätze der nordischen Küsten zu erwähnen, ferner die Vegetation modernder Tangmassen (vgl. besonders Holmgren, 1921 und Vallin, 1925), die eine eigenartige Mischung aus gewöhnlichen Sumpfpflanzen, ausgesprochenen „Nitrophyten" und echten Halophyten darstellt. Müssen wir wirklich annehmen, ein und derselbe Faktor, etwa die H-Ionen-Konzentration, sei für alle drei Gruppen, zu denen dann als vierte noch gewisse Kalkpflanzen hinzukämen, ökologisch ausschlaggebend? Eine schematische Behandlung dieser Fragen vom Standpunkt des Alkalinitätsproblems würde u. E. zu ganz unmöglichen physiologischen Vorstellungen und pflanzengeographischen Zusammenstellungen führen. Dafür nur zwei Beispiele:

1. Angenommen man ermittelte für eine ganze Reihe von Halophyten, die niemals als „Nitrophyten" auftreten, ferner für mehrere Nitrophyten dieselben p_H-Optima der Entwicklung wie für gewisse streng halophobe Kalkpflanzen. Was wäre ökologisch damit gewonnen, wenn jene Halophyten und Nitrophyten künftig als „Alkaliphyten" bezeichnet und den Kalkpflanzen an die Seite gestellt werden? Vereinigt man Kalk- und Sodapflanzen als Alkaliphyten, so bringt man damit gewiß eine tatsächliche und wesentliche ökologische Beziehung zum Substrat zum Ausdruck, wie sie durch eine ganz bestimmte physiologische Wirkung der OH-Ionen gekennzeichnet ist. Wenn aber z. B. *Gentiana acaulis* bei etwa gleichem p_H-Optimum auf chlorid- und sulfatarmem Kalkboden, *Salicornia herbacea* dagegen in der ungarischen Sodasteppe auf ebensolchem, aber eine sehr konzentrierte Lösung enthaltendem Na_2CO_3-Boden lebt, zwingt uns das ceteris paribus ermittelte relativ hohe Konzentrationsoptimum, das eben *Salicornia* ungeachtet der „Alkaliphilie" als „Osmophyten", und zwar als stenohalinen Halophyten charakterisiert, zu einer ökologischen Scheidung.

2. „Galmei-Pflanzen" könnten ja — man weiß darüber nichts — ganz gut ein gleiches physiologisches p_H-Optimum besitzen wie manche Kalk- und Salzpflanzen, wer möchte sie deswegen als „Alkaliphyten" abstempeln? Den Kernpunkt ihrer ökologischen Beziehungen zum Zinkboden träfe man damit überhaupt nicht.

Viel wichtiger als die Erkenntnis der evtl. „Alkaliphilie" der Halophyten, die, wie *Plantago maritima* auf sauren Gipsböden zeigt, gar nicht durchgehends vorhanden ist, bleibt die Bedeutung der

Konzentrations-Differenzen, die ja bei stark gepufferten Böden, wie man weiß, den pH kaum beeinflussen. Gerade sie aber lösen am Standort „in typischer Weise qualitativ deutlich abgestufte spezifische Formationen“ aus (Kolkwitz, 1917, S. 521).

Ob und wieweit Halophyten durch starke Senkung des am Standort beobachteten pH auf etwa 5,0—6,8 geschädigt werden, kann nur das Experiment entscheiden. Es lag nicht in unserem Plan, diese Frage zu entscheiden. Nur zwei orientierende Versuche wurden angestellt, um wenigstens bei *Aster tripolium* eine vorläufige Auffassung zu bekommen.

Angeregt durch den Versuch auf S. 928 der II. Abhandl. der „Seesalzwirkungen“ (1927b), wobei sich ein Boden vom pH 4,4—4,6, auf dem eine Gipsform von *Plantago maritima* gut gedieh, für *Aster*- und *Lepidium*-Keimpflanzen als giftig erwies, sollte der Einfluß saurer Brennerlösung auf gut entwickelte *Aster*-Wurzeln untersucht werden.

Versuchsbeginn am 1. XII. 1925.

Material: In Leitungswasser gebildete Wurzeln von *Aster*-Rhizomen aus Trotha.

Lösungen: Brenner $^1/_4$, pH 4,4, 6,0 und 7,4.

Für jede Lösung 5 Rhizome. Lösungen täglich erneuert.

Gesamtlänge der Wurzeln bei Beginn des Versuches:

Lösungen	Wurzellänge	Zahl der Wurzeln
Brenner $^1/_4$		
pH 4,4	51,0 cm	5 cm
6,0	33,2 „	3 „
7,4	18,0 „	4 „

Beobachtungen:

18. XII.

Lösungen	Wurzellänge	Zahl der Wurzeln
Brenner $^1/_4$		
pH 4,4	76 cm	6
6,0	66 „	5
7,4	39 „	6

11. I. 26

Lösungen	Wurzellänge	Zahl der Wurzeln
Brenner $^1/_4$		
pH 4,4	110 cm	7
6,0	85 „	6
7,4	72 „	7

Während der gesamten Versuchszeit wurde keine Schädigung der Wurzeln sichtbar.

Ein Optimum des Wurzelwachstums ließ sich bei diesem Versuch zwar nicht feststellen, zweifellos besteht aber ein solches in rein physiologischer Hinsicht.

Wenn derselbe saure *Plantago*-Boden sich in dem künstlichen Keimbett (vgl. 1927a, S. 927) für *Aster*-Keimwurzeln als giftig erwies, so dürften dafür die Ursachen entweder in den Humusstoffen zu suchen sein, oder darin, daß die p^H-Abhängigkeit der jüngsten Entwicklungsstadien völlig anders, in diesem Fall also viel strenger wäre als bei Adventivwurzeln der Rhizome. All dies wäre genau zu untersuchen.

Daß durch die saure Reaktion der Salzlösung die Wurzelbildung nicht verhindert wurde, ging auch aus einem anderen Versuch hervor. Zur Verwendung gelangten dieselben Brennerlösungen vom p^H 7,4, 6,3, 4,6 in $^1/_1$, $^1/_2$ und $^1/_4$ Konzentration. Der Endeffekt nach vier Wochen — die Lösungen wurden alle drei Tage erneuert, zeigten aber keine Veränderung des p^H — war folgender:

In sämtlichen Lösungen mit jeglichem p^H ausgenommen die Brennerlösung $^1/_1$ waren sowohl innerhalb der Lösung als auch im feuchten Raum zahlreiche Wurzeln entstanden.

Daß schon ausgebildete, in schwach alkalischem Leitungswasser entstandene Wurzeln einen p^H-Wert von 4,4 vertragen können, und selbst Neubildung und Wachstum der Wurzeln hierbei nicht verhindert wurde, könnte mit Brenner (1920) dadurch verständlich werden, daß die gleichzeitig anwesenden Salze, insbesondere der hohe Ca-Gehalt, die Wirkung der H-Ionen paralysierten.

Auch aus diesem Versuch darf geschlossen werden, daß dem p^H-Faktor keine überragende Bedeutung zukommt. Wahrscheinlich wird es auch bei den Halophyten für die Bildung und weitere Entwicklung der Wurzeln ein Optimum des p^H geben, doch dürfte bei den Verhältnissen am Standort sicher eine Kombination verschiedener Faktoren ökologisch ausschlaggebend sein.

Wenn man im Auge behält, wie verschieden sich die Seesalzwirkungen schwacher Lösungen und vom Leitungswasser vom selben p^H und relativ stark konzentrierter Salzlösungen z. B. auf die extrem-halobiontische *Salicornia* äußert (vgl. 1927b, S. 931), so tritt angesichts der Tatsache, daß eine Verdünnung der Lösungen den

p^H gar nicht verändert, klar hervor, wie subaltern die Bedeutung der H-Ionenkonzentration am Standort ökologisch eigentlich bleiben muß gegenüber dem überragenden Einfluß der Salzkonzentration. Denn sie allein, nicht im mindesten die Beziehungen zu den OH-Ionen, bestimmt den ökologischen Gegensatz gegenüber den Nicht-Salzpflanzen als halophoben Gewächsen.

Abschnitt III.

Kurzer Überblick über die Arbeit und Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Einfluß ausgeglichener Salzlösungen auf Bildung und Wachstum der Wurzeln.

Im Anschluß an frühere Versuche, die ausschließlich mit Halophyten angestellt wurden und keine Handhabe zu einer vergleichenden Betrachtung der Salzwachstumsreaktion auf breiterer Basis bieten, wird die Salzabhängigkeit der Wurzeln bei halophoben und halobiontischen Pflanzen in abgestuftem Meerwasser und Seesalzlösungen untersucht. Bei den Halophyten wird besonders Wert auf das Vorleben der Organe gelegt in der Erwartung, die Abstufung der Halobiose, die ja schon innerhalb der Halophyten beim *Aster tripolium*-Typus eine starke Annäherung an den Nicht-Halophyten-Typus ergab, werde sich gerade bei solchen Formen durch das Vorleben modifikativ wesentlich beeinflussen lassen.

1. Bei den Wurzeln von Nicht-Halophyten zeigen die Salzwachstumskurven einen Abfall vom H_2O-Optimum über $^1/_8$ und $^1/_4$ zur Brenner $^1/_2$-Lösung. Das Salzgefälle ist einmal abhängig von der Einwirkungsdauer der Lösung, zum anderen von der Abstufung der Salzempfindlichkeit; für diese lassen sich zwei Typen unterscheiden, deren Unterschiede jedoch schon in der Brenner $^1/_2$-Lösung (1,6 % Salze) ausgelöscht werden. Die Salzabhängigkeit der Wurzelbildung zeigt Beziehungen zur Wachstumskurve.

2. Bei Halophyten wird zunächst die Abhängigkeit der Wurzelbildung von der Salzkonzentration geprüft. Außer Land-Halophyten werden auch Wasser-Halophyten untersucht. Bezüglich des Vorlebens werden Halophyten aus stark versalzenem Standort von Brackwasserformen und von solchen aus gänzlich ausgesüßtem Substrat (bezw. Kulturmedium) auseinander gehalten. Das Optimum der Wurzelbildung liegt bei der letzten Gruppe im Süßwasser, bei

Myriophyllum (Brackwassertypus) in schwachen, beim *Zostera*-Typus dagegen in mittleren Salzkonzentrationen.

3. Die Reaktion der Wurzeln auf plötzliche Steigerung der Salzkonzentration hängt bei Halophyten stark von dem Vorleben ab. In Süßwasser aufgewachsene Wurzeln verhalten sich wesentlich anders als Salzwasser-adaptierte. Die Salzwachstumskurven stimmen bei Süßwasserwurzeln von *Aster tripolium* mit denen halophober Pflanzen überein. Der Bedingungskomplex ist also hier imstande, den an sich schon niedrigen Grad der Halobiose der Organe völlig umzuprägen.

4. An Salzwasser adaptierte Wurzeln von *Aster tripolium* überwinden beim Umsetzen in höhere Lösungen die anfängliche Hemmung und wachsen nach einigen Tagen mit fast unveränderter Intensität weiter.

2. Anteil der H-Ionen an den Seesalzwirkungen.

1. Aus Versuchen mit verschiedenen p^H der abgestuften Lösungen geht hervor, daß es sich bei den Hemmungserscheinungen an Nicht-Halophyten um eine spezifische Salzwirkung handelt. Dem p^H-Faktor kommt eine gewisse Bedeutung zu, gegenüber der Wirkung der Konzentration der Seesalze tritt sie jedoch völlig in den Hintergrund.

2. Die Frage, wie weit Halophyten physiologisch als „Alkaliphyten" aufzufassen sind, wird mit Rücksicht auf das Auftreten gewisser Kalkflechten des Binnenlandes in dem von alkalischem Meerwasser bespritzten Flechtengürtel der supramarinen Felsenzonen eingehend erörtert. Trotz des von Du Rietz betonten „Vikarierens zwischen Kalkgestein und Meerwasser" wird es abgelehnt, die Halophyten physiologisch-ökologisch als Alkaliphyten zu charakterisieren und etwa den Kalkpflanzen an die Seite zu stellen.

Angeführte Literatur.

1920. Arrhenius, Ökologische Studien in den Stockholmer Schären. Stockholm 1920

1927. Brandrup, siehe Montfort.

1920. Brenner, Über die Wirkung von Neutralsalzen auf die Säureresistenz, Permeabilität und Lebensdauer der Protoplasten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **38**, 1920.

1925. Du Rietz, Gotländische Vegetationsstudien. Svensk växt. Soc. Sälsc. Handl., II, 1925.

1899. Eschenhagen, Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum der Schimmelpilze. Diss. Leipzig, 1899.
1923. v. Faber, Zur Physiologie der Mangrove. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **41**, 1923.
1905. Gola, Studi sui rapporti tra le distribuzione delle piante e la costituzione fisico-chimica del suolo. Annali di Botanica, **3**. Roma 1905.
1910. — —, Saggio di una teoria osmotica dell'Edafismo. Ebenda, **8**, 1910.
1908. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
1904. Halket, The effect of salt on the growth of *Salicornia*. Ann. of Bot., **29**, 1904.
1904. Hesse, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Wurzelhaare. Diss. Jena 1904.
1917. Hoagland, Soil Science, **3**, 1917.
1919. — —, Bot. Gazette, **68**, 1919.
1888. Hult, Die alpinen Pflanzenformationen des nördlichsten Finnlands. Meddel. pro fauna et flora Fennic., **12**, 1888.
1922. Iljin, Physiologischer Pflanzenschutz gegen schädliche Wirkungen von Salzen. Biochem. Zeitschr., **132**, 1922.
1923. — —, Über verschiedene Salzbeständigkeit der Pflanzen. Sitzungsber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wiss., Kl. 2, 1923.
1925a. Keller, Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten. Versuch einer ökologischen Präliminaranalyse. Zeitschr. f. Bot., **18**, 1925.
1925b. — —, Halophyten- und Xerophytenstudien. Journ. of Ecol., **13**, 1925.
1917. Kolkwitz, Über die Standorte der Salzpflanzen. Ber. d. Deutsch Bot. Ges., **35**, 1917.
1890. Lesage, Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Rev. gén. d. Bot., **2**, 1890.
1916. — —, Charactères des plantes salées et faits d'herédité. Ibidem, **28**, 1916.
1924. Lundegårdh, Über die Interferenzwirkung von H-Ionen und Neutralsalzen auf Keimung und Wachstum des Weizens. Biochem. Zeitschr., **149**, 1924.
1925. — —, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.
1924. Mevius, H-Ionenkonzentration und Permeabilität bei „kalkfeindlichen" Gewächsen. Zeitschr. f. Bot., **16**, 1924.
1926. — —, Kalzium-Ionen und Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot., **66**, 1927.
1920. Montfort, Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasseraufnahme. Jahrb. f. wiss. Bot., **59**, 1920.
1926. — —, Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. I. Einfluß ausgeglichener Salzlösungen auf Mesophyll und Schließzellen. Kritik der Iljinschen Hypothese der Salzbeständigkeit. Ebenda, **65**, 1926.
1927. — —, Über Halobiose und ihre Abstufung. Versuch einer synthetischen Verknüpfung isolierter analytischer Probleme. Flora, **21**, Heft 3, 1927.
1927a. — — und Brandrup, Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. II. Physiologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot., **66**, 1927.
1921. Olsen, Diss. Kopenhagen 1921.
1923. — —, Studies on the H-Concentrations of the soil. and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. C. R. des Traveaux du Lab. Carlsberg, **15**, H. 1, 1923.
1907. Osterhout, On the importance of physiologically balanced solutions for plants. Bot. Gaz., **44**, 1907.

1908. Osterhout, The antagonistic action of magnesium and potassium. Ibidem, **45**, 1908.
1923. Prianischnikow, Zur Frage über die Bedeutung des Kalziums für die Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **41**, 1923.
1914. Pringsheim, Über den Einfluß der Nährstoffmenge auf die Entwicklung der Pilze. Zeitschr. f. Bot., **6**, 1914.
1922. Salisbury, The soils of Blakenay Point. Ann of Bot., **36**, 1922.
1887. Schulz, Vegetationsverhältnisse der Umgebung von Halle. 1887.
1892. Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Ztg., **50**, 1892.
1903. Stiehr, Verhalten der Wurzelhaare gegen Lösungen. Diss. Kiel 1903.
1910. Tröndle, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., **48**, 1910.
1923. Trumpf, Über das Wachstum von *Phaseolus*-Keimlingen in Preßinhalt normaler und etiolierter Pflanzen. Bot. Arch., **5**, 1923.
1924. Walter, Plasmaquellung und Wachstum. Zeitschr. f. Bot., **16**, 1924.
1926. Zinzadze, Eine neue Nährlösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **44**, 1926.

Lebenslauf

Ich bin geboren am 20. April 1900 zu Breslau als Sohn des Apothekenbesitzers Eduard Brandrup, evangelischer Konfession. Ich besuchte das Friedrichsgymnasium zu Cottbus und bestand dort 1918 das Notabiturium. Bis Januar 1919 war ich im Heeresdienst, dann trat ich als Praktikant in die Apotheke des Herrn Dr. Henschke in Crossen/Oder ein. Nach dem Vorexamen konditionierte ich in Heidelberg und Kiel. Drei Semester meines Studiums verbrachte ich in Marburg, die Staatsprüfung bestand ich in Halle, wo ich auch im Jahre 1926 promovierte. Während meines Studiums konnte ich mit Herrn Professor Montfort verschiedene Studienreisen im Inland und nach Skandinavien unternehmen.

In Marburg besuchte ich Vorlesungen und Übungen der Herren Gadamer, Dieterle, Bruchhausen, Nordhausen, Claussen, Schäfer, Bonhoff;

in Halle

Montfort, Karsten, Schmidt, Schultze, Tubandt, Vorländer, Mie, Hertz, Wiegand, Abderhalden, Ziehen.

Allen meinen Lehrern sage ich an dieser Stelle meinen besten Dank. Insbesondere danke ich Herrn Professor Dr. Montfort für das rege Interesse, das er meinen Arbeiten entgegenbrachte, und seine vielen Anregungen, mit denen er mein Studium in jeder Hinsicht förderte.